



В. Б. Захаров, С. Г. Мамонтов,
Н. И. Сонин, Е. Т. Захарова

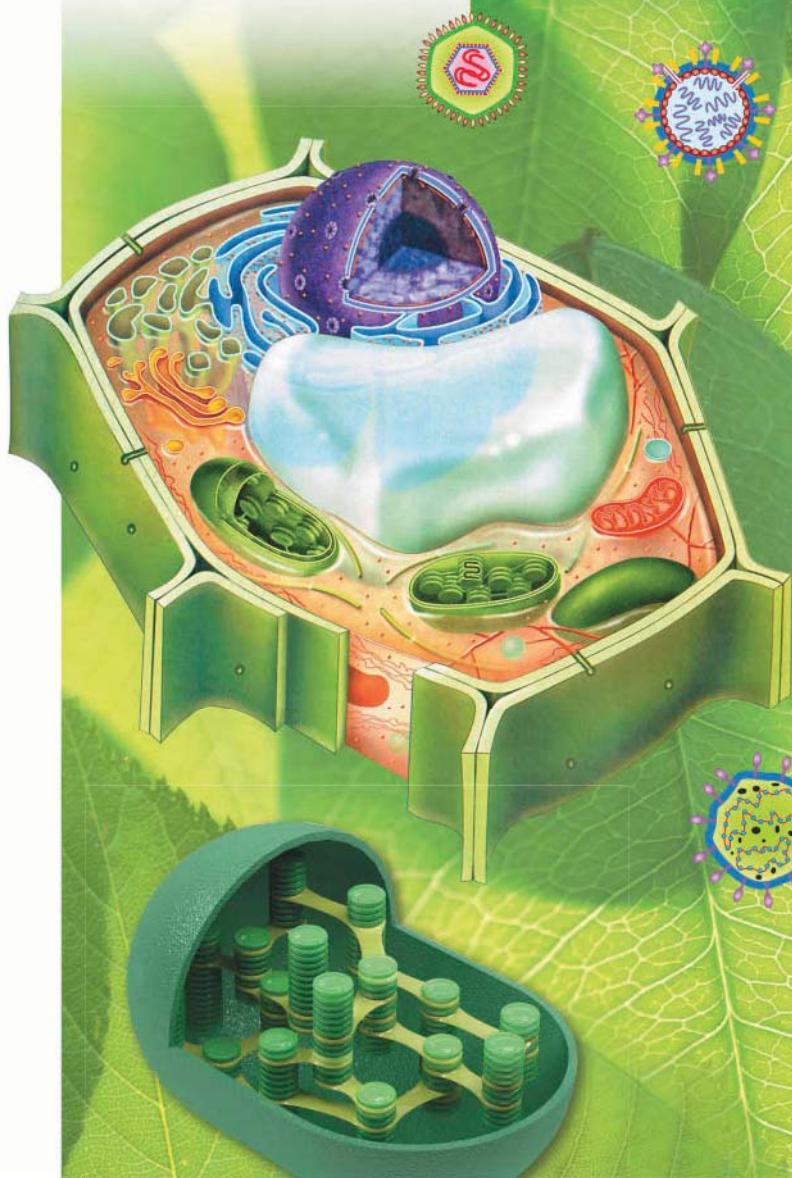
УГЛУБЛЁННЫЙ УРОВЕНЬ

10

класс

БИОЛОГИЯ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ



В. Б. Захаров, С. Г. Мамонтов,
Н. И. Сонин, Е. Т. Захарова

БИОЛОГИЯ

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

10
класс

УГЛУБЛЁННЫЙ УРОВЕНЬ

Учебник

*Под научной редакцией
академика РАН,
профессора В. Б. Захарова*

Допущено
Министерством просвещения
Российской Федерации

10-е издание, стереотипное

Москва
«Просвещение»
2022

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28я721
3-38

Издание выходит в pdf-формате.

Захаров, Владимир Борисович.

3-38 Биология. Общая биология. 10 класс : углублённый уровень : учебник : издание в pdf-формате / В. Б. Захаров, С. Г. Мамонтов, Н. И. Сонин, Е. Т. Захарова ; под ред. В. Б. Захарова. — 10-е изд., стер. — Москва : Просвещение, 2022. — 351, [1] с. : ил.

ISBN 978-5-09-101682-6 (электр. изд.). — Текст : электронный.

ISBN 978-5-09-088095-4 (печ. изд.).

Учебник соответствует Федеральному государственному образовательному стандарту среднего (полного) общего образования и рассчитан на преподавание предмета 3—5 часов в неделю.

Учебник знакомит учащихся с важнейшими закономерностями живого мира. Он даёт представление о происхождении и развитии жизни на Земле, клеточной теории, размножении и развитии организмов, основах генетики и селекции.

Современное оформление, многоуровневые вопросы и задания, дополнительная информация и возможность параллельной работы с электронным приложением способствуют эффективному усвоению учебного материала.

Учебник адресован учащимся 10 класса.

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28я721

ISBN 978-5-09-101682-6 (электр. изд.) © АО «Издательство «Просвещение», 2021
ISBN 978-5-09-088095-4 (печ. изд.) © Художественное оформление.
АО «Издательство «Просвещение», 2021
Все права защищены

Предисловие

Для нашего времени свойственна всё более возрастающая взаимозависимость людей. Жизнь человека, его здоровье, условия труда и быта почти целиком зависят от правильности решений, принимаемых многими людьми. В свою очередь, деятельность отдельного человека также влияет на судьбу многих. Именно поэтому очень важно, чтобы наука о жизни стала неотъемлемой составной частью мировоззрения каждого человека независимо от его специальности. Необходимы биологические знания и представителям гуманитарных специальностей, как важная часть общечеловеческого культурного наследия.

Особенно важно понимание общих закономерностей биологии школьникам и лицеистам, решившим посвятить свою дальнейшую деятельность экологическим, биологическим и медицинским проблемам. Дело в том, что современные достижения биологических наук, основанные на новейших технологических решениях, уже не могут быть осмыслены обладателями базовых биологических знаний.

Широк круг вопросов, с которыми вы познакомитесь при чтении данной книги. Однако не все из них достаточно подробно освещены. Это не случайно — сложность и многообразие жизни столь велики, что одни её явления мы только начинаем понимать, а другие ещё ждут изучения.

Учебный материал в книге состоит из разделов, включающих главы. Внутри большинства глав имеется, как правило, несколько параграфов, в которых рассматриваются те или иные конкретные темы. В качестве дополнительного учебного материала в текст пособия включены рубрики «Опорные точки» и «Вопросы и задания для повторения», которые позволят вам ещё раз обратить внимание на важнейшие положения пройденного материала. Рубрика «Вопросы и задания для обсуждения» содержит два-три вопроса, для ответа на которые в ряде случаев необходимо привлечение дополнительной литературы. Их можно использовать для факультативного изучения темы. С этой же целью в конце каждой главы обозначены «Проблемные области» и «Прикладные аспекты» изученного учебного материала.

Завершает каждую главу перечень основных положений, необходимых для запоминания, рубрика «Ваша будущая профессия», а также задания для самостоятельной работы.

В 10 классе вам предстоит изучение основ клеточной биологии, биологии развития и генетики. В этой книге рассказывается о новых достижениях современной биологии в области молекулярной биологии и генетики, биотехнологии и генетической инженерии.

Академик РАН, профессор В. Б. Захаров

Введение

Биология — наука о жизни. Её название возникло из сочетания двух греческих слов — *bios* (жизнь) и *logos* (слово, учение). Биология изучает строение, проявления жизнедеятельности, среду обитания всех живых организмов: бактерий, грибов, растений, животных, в том числе и человека.

Живое на Земле представлено необычайным разнообразием форм, множеством видов живых существ. В настоящее время уже известно более 500 тыс. видов растений, 1,5—2 млн видов животных, большое количество видов грибов и прокариот. Учёные постоянно обнаруживают и описывают новые виды, как существующие в современных условиях, так и вымершие в минувшие геологические эпохи.

Раскрытие общих свойств живых организмов и объяснение причин их многообразия, выявление связей между структурно-функциональной организацией и условиями окружающей среды относятся к основным задачам биологии. Важное место в этой науке занимают вопросы возникновения и законы развития жизни на Земле — эволюционное учение. Их понимание является основой научного мировоззрения и необходимо для решения практических задач в самых различных областях человеческой деятельности.

Биологию подразделяют на отдельные науки по предмету изучения. Так, микробиология изучает мир бактерий, ботаника исследует строение и жизнедеятельность представителей царства растений, зоология — царства животных и т. д. Вместе с тем развиваются области биологии, изучающие общие свойства живых организмов: генетика — закономерности наследования признаков, биохимия — пути превращения органических молекул, экология — взаимоотношения организмов друг с другом и с окружающей средой. Функции живых организмов изучает физиология.

В соответствии с уровнями организации живой материи выделились такие научные дисциплины, как молекулярная биология, цитология (учение о клетке), гистология (учение о тканях) и т. д.

В биологии используются самые различные методы. Один из важнейших методов — исторический, он служит основой осмысления получаемых фактов. К традиционным относится описательный метод. Широко используются инструментальные методы: микроскопия (светооптическая и электронная), электрография, радиолокация и др.

В последнее время всё больше возрастает значение пограничных дисциплин, связывающих биологию с другими науками — физикой, химией, математикой, кибернетикой и др. Так возникли биофизика, биохимия, бионика.

Биология представляет собой комплексную науку, состоящую из ряда естественных дисциплин, имеющих конкретные объекты исследования: ботаника — растения, зоология — животные и др.

Традиционными методами биологии являются *наблюдение*, *описание*, *измерение* и *эксперимент*. Современная биология использует также *исторический* метод, позволяющий изучать все явления и процессы в живой природе с позиций эволюционного развития органического мира. Метод *моделирования* позволяет изучать какое-либо явление через его модель.

Модель — специально создаваемый или подбираемый объект, воспроизводящий характеристики изучаемого. Особое значение имеет *системный* подход. *Биологические системы* — биологические объекты различного уровня сложности (от клетки до биосферы), имеющие несколько уровней структурно-функциональной организации и представляющие собой совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, функционирующих как единое целое, способных к саморегуляции, самовоспроизведению и эволюции. Все биологические науки имеют также свои специфические методы, появление которых связано с особенностями изучаемых ими процессов и явлений, а также развитием нанотехнологий, клеточных технологий, методов исследования геномов и др.

Чрезвычайно важно использование статистических методов для адекватной оценки результатов биологических экспериментов и наблюдений.

Гипотеза — научное предположение, выдвигаемое в качестве предварительного объяснения того или иного явления на основе знаний и наблюдений; является важным звеном в процессе научного познания. Если гипотеза подтверждается результатами дальнейших исследований, она признаётся достоверной и может быть представлена в виде теории. *Теория* — система основных идей, дающая целостное представление о закономерностях и взаимосвязях в той или иной области научного знания.

Важнейшими событиями в развитии биологии являются: установление молекулярной структуры ДНК и её роли в передаче наследственной информации, расшифровка генетического кода, геномов человека и многих других организмов, создание клеточной теории, изучение закономерностей наследственности и изменчивости, определение принципов современной систематики, создание эволюционной теории и учения о биосфере. Биологические исследования необходимы для развития медицины и фармацевтики, их результаты широко используются в сельском и лесном хозяйстве, в пищевой промышленности и других отраслях деятельности человека. Не менее важны биологические исследования для сохранения окружающей среды и биоразнообразия.

Развитие представлений человека об окружающей среде связано с достижениями в области биологии, сыгравшей важную роль в становлении современной естественно-научной картины мира.

Достижения биологии конца XX — начала XXI в. привели к возникновению принципиально новых направлений в науке, ставших самостоятельными разделами в комплексе биологических дисциплин. Так, раскрытие молекулярного строения структурных единиц наследственности — генов (международный проект «Геном человека», 2003) — послужило основой для создания геномики и геномной инженерии. С помощью их методов создают организмы с новыми, в том числе и с не встречающимися в природе, комбинациями наследственных признаков и свойств. Практическое применение достижений современной биологии уже в настоящее время позволяет получать промышленным путём значительные количества биологически активных веществ, генетически модифицированных организмов с полезными для человека качествами. Исследования в области нанобиологии и наномедицины, биологии стволовых клеток показали принципиальную возможность репрограммирования специализации клеток и получения в лабора-

торных условиях из клеточного материала данного организма тканей и даже органов, необходимых для замены «износившихся» или поражённых заболеванием частей организма. Расшифровка механизмов регуляции восстановительных процессов в скором времени приведёт к возможности восстановления частей утраченных при травме конечностей и поражённых патологическим процессом органов и тканей.

На основе изучения взаимоотношений между организмами созданы биологические методы борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур. Многие приспособления живых организмов послужили моделями для конструирования эффективных искусственных сооружений и механизмов. В то же время незнание или игнорирование законов биологии приводит к тяжёлым последствиям как для природы, так и для человека. Настало время, когда от поведения каждого из нас зависит сохранность окружающего мира. Хорошо отрегулировать двигатель автомобиля, предотвратить сброс ядовитых отходов в реку, предусмотреть в проекте гидроэлектростанции обводные каналы для рыбы, удержаться от желания собрать букет редких цветов — всё это позволит сохранить окружающую среду, среду нашей жизни.

Исключительная способность живой природы к восстановлению создала иллюзию её неуязвимости к разрушительным воздействиям человека, безграничности её ресурсов. Теперь мы знаем, что это не так. Поэтому вся хозяйственная деятельность человека сейчас должна строиться с учётом принципов организации биосферы.

Значение биологии для человека огромно. Общебиологические закономерности используются при решении самых разных вопросов во многих отраслях народного хозяйства. Благодаря знанию законов наследственности и изменчивости достигнуты большие успехи в сельском хозяйстве при создании новых высокопродуктивных пород домашних животных и сортов культурных растений. Учёные вывели сотни сортов зерновых, бобовых, масличных и других культур, отличающихся от предшественников высокой продуктивностью и другими полезными качествами. Помимо этого проводится селекция микроорганизмов, продуцирующих антибиотики. Современные достижения генетики привели к развитию генодиагностики и генотерапии наследственных заболеваний человека.

Большое значение в биологии придаётся решению проблем, связанных с выяснением тонких механизмов биосинтеза белка, фотосинтеза, которые дадут возможность синтезировать органические пищевые вещества вне растительных и животных организмов. Кроме того, использование в промышленности (в строительстве, при создании новых машин и механизмов) принципов организации живых существ (бионики) приносит в настоящее время и даст в будущем значительный экономический эффект.

В дальнейшем практическое значение биологии ещё больше возрастет. Это связано с быстрыми темпами роста населения планеты, а также с постоянно возрастающей численностью городского населения, непосредственно не участвующего в сельскохозяйственном производстве. В такой ситуации основой увеличения пищевых ресурсов может быть лишь интенсификация сельского хозяйства. Важную роль в этом процессе будет играть выведение новых, высокопродуктивных форм микроорганизмов, растений и животных, а также рациональное, научно обоснованное использование природных богатств.

Происхождение и начальные этапы развития жизни на Земле

Человек всегда стремился познать окружающий его мир и определить то место, которое он в нём занимает. Как возникли современные животные и растения? Что привело к их поразительному разнообразию? В чём причины исчезновения фауны и флоры далёких от нас времён? Каковы дальнейшие пути развития жизни на Земле? Вот лишь несколько вопросов из того огромного количества загадок, решение которых всегда волновало человечество. Один из них — самое начало жизни. Вопрос о происхождении жизни во все времена, на протяжении всей истории человечества имел не только познавательный интерес, но и огромное значение для формирования мировоззрения людей.



Многообразие живого мира. Основные свойства живой материи

Полна, полна чудес могучая природа.

А. Н. Островский



Первые живые существа появились на нашей планете более 3,6–3,8 млрд лет назад. От этих ранних форм возникло бесчисленное множество видов живых организмов, которые, появившись, процветали в течение более или менее продолжительного времени, а затем вымирали. От ранее существовавших форм произошли и современные организмы, образующие четыре царства живой природы: 1,5–2 млн видов животных, более 500 тыс. видов растений, значительное количество разнообразных грибов и прокариотических организмов.

Мир живых существ, включая человека, представлен биологическими системами различной структурной организации и разного уровня соподчинения и согласованности. Известно, что все живые организмы состоят из клеток. Клетка может быть как отдельным организмом, так и частью многоклеточного растения или животного. Она бывает довольно просто устроена, как бактериальная, или значительно более сложно, как у одноклеточных животных — простейших. Как бактериальная клетка, так и клетка простейших представляет собой целостный организм, способный выполнять все функции, необходимые для обеспечения жизнедеятельности. А вот клетки, входящие в состав многоклеточного организма, специализированы, т. е. могут осуществлять только узкий круг задач и не способны самостоятельно существовать вне организма. У многоклеточных организмов взаимосвязь и взаимозависимость многих клеток приводит к созданию нового качества, неравнозначного простой их сумме. Элементы организма — клетки, ткани

и органы — в сумме ещё не представляют собой целостный организм. Лишь соединение их в исторически сложившемся в процессе эволюции порядке, их взаимодействие образует целостный организм, которому присущи определённые свойства.



1.1. Уровни организации живой материи

Живая природа представляет собой сложно организованную иерархическую систему. Учёные-биологи на основании особенностей проявления свойств живого и тех структур, при участии которых они осуществляются, выделяют несколько уровней организации живой материи (рис. 1.1).

Молекулярно-генетический уровень. Любая живая система, как бы сложно она ни была организована, функционирует на уровне взаимодействия биологических макромолекул: нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов, а также других важных органических веществ. Здесь формируются многочисленные регуляторные сети, включающие белки и регуляторные РНК. На этом уровне начинается осуществление важнейших процессов жизнедеятельности организма: обмена веществ и превращения энергии, хранения и реализации наследственной информации, передачи признаков и свойств из поколения в поколение и др.

Клеточный уровень. Клетка — структурная и функциональная единица, а также единица размножения и развития всех живых организмов, обитающих на Земле. Неклеточных форм жизни нет, а существование вирусов и бактериофагов лишь подтверждает это правило, так как они могут проявлять свойства живых систем только в клетках растений, животных или микроорганизмов.

Тканевый уровень. Ткань представляет собой совокупность клеток различных типов и межклеточного вещества, объединённых выполнением общих функций. Например, кровь включает в себя клеточные элементы — эритроциты, лейкоциты и тромбоциты, а межклеточным веществом служит плазма. Ткани имеют все многоклеточные растения и животные.

Органный уровень. У большинства животных орган — это структурно-функциональное объединение нескольких типов тканей, пространственно-изолированное от других органов, занимающее определённое место в организме и выполняющее целый ряд определённых функций. Например, кожа человека как орган включает эпителий и соединительную ткань — дерму, которые вместе выполняют целый ряд функций. Основная из функций — защитная. Органы объединены в системы. Например, выделяют сердечно-сосудистую, мочеполовую, пищеварительную, дыхательную системы органов.

Организменный уровень. Организм представляет собой целостную одноклеточную или многоклеточную живую систему, способную к самостоятельному существованию, интегрированную в сообщество себе подобных и неразрывно связанную с абиотическими и биотическими факторами окружающей среды. Одноклеточный организм, как следует из названия, пред-

**Биосфера****Биогеоценоз****Популяция
Вид****Организм****Орган****Ткань****Клетка****Молекула****Атом**

ставлен одной клеткой. Это все прокариоты, а из эукариот — одноклеточные растения (хлорелла), животные (амёба) и грибы (пенициллиум). Многоклеточный организм образован совокупностью тканей и органов, выполняющих наборы специфических функций взаимосвязанных между собой.

Популяционно-видовой уровень. Вид представляет собой систему надорганизменного уровня. Видом принято считать совокупность особей, сходных по структурно-функциональной организации, единых по происхождению, сходных в своих поведенческих реакциях, имеющих одинаковый кариотип, занимающих определённый ареал, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство, а также взаимодействующих определённым образом с факторами среды обитания и представителями других видов.

Вид реально существует в форме популяций — отдельных групп организмов, частично или полностью изолированных от других таких же совокупностей организмов своего вида. Именно в этой системе осуществляются элементарные эволюционные преобразования.

Биогеоценотический уровень. Биогеоценоз — совокупность живых организмов разного уровня организации, проживающих на одной территории, и факторов окружающей среды, влияющих на них. В биогеоценозе выделяют два компонента: биоценоз и экотоп. Под биоценозом понимают совокупность живых организмов различных систематических групп — животных, растений, грибов и микроорганизмов, обитающих на одной территории. Экотоп представляет собой совокупность факторов среды, воздействующих на биоценоз.

Биосферный уровень. Биосфера — самый высокий уровень организации жизни на нашей планете. Она представляет собой, по определению В. И. Вернадского, оболочку планеты, заселённую и активно преобразуемую живыми организмами. В биосфере выделяют живое вещество — совокупность всех живых организмов, неживое, или косное, вещество, биокосное и биогенное вещество. По ориентировочным оценкам, биомасса живого вещества составляет около $2,5 \times 10^{12}$ т. Причём биомасса организмов, обитающих на суше, на 99,2% представлена зелёными растениями. На биосферном уровне происходят круговорот веществ и превращение энергии, связанные с жизнедеятельностью всех живых организмов, обитающих на Земле.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Органические молекулы составляют основную массу сухого вещества клетки.
- Клетка является наименьшей структурно-функциональной единицей организации, а также единицей размножения и развития всех живых организмов.

- Возникновение тканей и органов у многоклеточных животных и растений означало специализацию частей организма на выполнение различных функций.
- Интеграция органов в системы привела к ещё большему усилению их функций и к ещё большим возможностям организма по использованию среды обитания.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое биологические макромолекулы и какова их роль в обеспечении процессов метаболизма в живых организмах?
- 2 В чём заключаются принципиальные различия клеток живых организмов, относящихся к различным царствам природы?
- 3 В чём сущность цитологических, гистологических и анатомических методов исследования живой материи?
- 4 Что называют биогеоценозом?
- 5 Как можно охарактеризовать биосферу Земли?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Как вы считаете, в чём заключается необходимость выделения различных уровней организации живой материи?
- 2 Укажите критерии выделения различных уровней организации живой материи.
- 3 Каковы сущность и проявления основных свойств живого на разных уровнях организации?
- 4 Чем биологические системы отличаются от объектов неживой природы?



1.2. Критерии живых систем

Рассмотрим подробнее признаки и свойства, отличающие живые системы от объектов неживой природы, и основные характеристики процессов жизнедеятельности, выделяющие живое вещество в особую форму существования материи.

Особенности химического состава. В состав живых организмов входят те же химические элементы, что и в объекты неживой природы. Однако соотношение различных элементов в живом и неживом неодинаково. Элементный состав неживой природы, наряду с кислородом, представлен в основном кремнием, железом, магнием, алюминием и т. д. В живых организмах 98% химического состава приходится на четыре элемента — углерод,

кислород, азот и водород. В живых телах эти элементы участвуют в образовании сложных органических молекул, распространение которых в неживой природе принципиально иное как по количеству, так и по существу. Подавляющее большинство органических молекул окружающей среды представляют собой продукты жизнедеятельности организмов.

В живом веществе органические молекулы подразделяются на несколько основных групп, характеризующихся определёнными специфическими функциями и в большинстве своём представляющих собой биологические полимеры. Во-первых, это нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, свойства которых обеспечивают хранение, передачу и реализацию наследственной информации, т. е. явления наследственности и изменчивости, а также метаболизм и самовоспроизведение. Во-вторых, это белки — основные структурные компоненты клеток и межклеточного вещества, регуляторы морфофизиологических процессов и биологические катализаторы. В-третьих, углеводы и жиры — структурные компоненты биологических мембран и клеточных стенок, главные источники энергии, необходимой для обеспечения процессов жизнедеятельности. И наконец, огромная группа так называемых «малых молекул», принимающих участие в многочисленных и многообразных процессах обмена веществ — метаболизма в живых организмах. Это, например, витамины, органические кислоты и др.

Метаболизм. Все живые организмы способны к обмену веществами с окружающей средой, поглощая из неё органические и неорганические молекулы, необходимые для питания, и выделяя продукты, образующиеся постоянно в процессах жизнедеятельности.

В неживой (минеральной, или неорганической) природе присутствует обмен веществами, однако эти процессы имеют физическую подоплёку — перенос вещества или изменение его агрегатного состояния.

В то же время для живых организмов обмен выходит на качественно иной уровень — это химические превращения. В круговороте органических веществ самыми существенными стали реакции их синтеза и распада.

Живые организмы поглощают из окружающей среды различные вещества (рис. 1.2). Вследствие целого ряда сложных химических преобразований молекулы из окружающей среды уподобляются веществам живого организма, и из них строится его тело. Эти процессы называют *ассимиляцией* или *пластическим обменом*.

Другая сторона обмена веществ — процессы *диссимиляции*, в результате которых сложные органические соединения распадаются на простые, при этом утрачивается их сходство с характерными для организма молекулами и выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию называют *энергетическим обменом* (см. рис. 1.2).

Обмен веществ, наряду с процессами саморегуляции, обеспечивает *гомеостаз* организма (от греч. *homoios* — подобный, одинаковый и *stasis* — неподвижность, состояние), т. е. относительную неизменность химического состава и строения всех частей организма и, как следствие, постоянство их функционирования в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

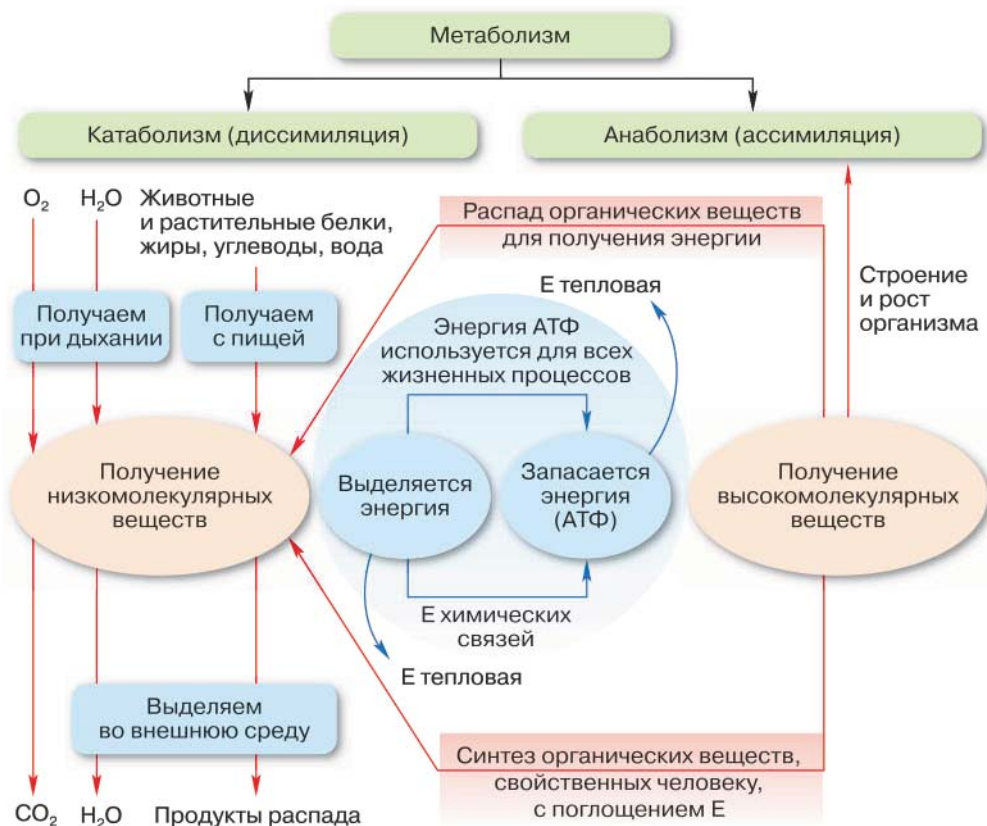


Рис. 1.2. Обмен веществ и превращение энергии на уровне организма

Единый принцип структурной организации. Все живые организмы, к какой бы систематической группе они ни относились, имеют клеточное строение. Клетка, как уже указывалось выше, является единой структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех обитателей Земли. Различают не имеющие ядра *прокариотические* (от лат. *pro* — перед и греч. *carion* — орех, ядро ореха) и имеющие ядро *эукариотические* (от греч. *eu* — хорошо и *карион*) клетки.

Репродукция. Репродукция, или самовоспроизведение, реализуется на всех уровнях организации живой материи. Благодаря репродукции не только целые организмы, но и клетки, органеллы клеток (митохондрии, пластиды и др.) после деления сходны со своими предшественниками. Из одной молекулы ДНК при её удвоении образуются две дочерние молекулы, полностью повторяющие по последовательности нуклеотидов исходную.

На организменном уровне самовоспроизведение, или репродукция, проявляется в виде бесполого или полового размножения особей. При раз-

множении живых организмов потомство обычно похоже на родителей: кошки рожают котят, собаки — щенят, из семян тополя опять вырастает тополь. Деление одноклеточного организма — амёбы — приводит к образованию двух амёб, полностью схожих с материнской клеткой.

Таким образом, *размножение* — это свойство организмов воспроизводить себе подобных существ.

В основе самовоспроизведения на всех уровнях организации лежат реакции матричного синтеза, т. е. образование новых молекул и структур на основе информации, заложенной в последовательности нуклеотидов ДНК. Следовательно, самовоспроизведение — одно из основных свойств живого, тесно связанное с явлением наследственности.

Наследственность. *Наследственность* заключается в способности организмов передавать свои признаки, свойства и особенности развития из поколения в поколение. *Признаком* называют любую особенность строения на самых различных уровнях организации живой материи, а под *свойствами* понимают функциональные особенности, в основе которых лежат конкретные структуры. Наследственность обусловлена специфической организацией наследственного вещества (наследственного аппарата) — *генетическим кодом*. Под генетическим кодом понимают такую организацию молекул ДНК и иРНК, при которой последовательность нуклеотидов в них определяет порядок аминокислот в белковой молекуле. Явление наследственности обеспечивается стабильностью молекул ДНК и воспроизведением её химического строения (редупликацией) с высочайшей точностью. Наследственность реализует материальную преемственность (поток информации) между организмами в ряду поколений любого вида.

Изменчивость. Под *изменчивостью* понимают способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства в результате изменений структуры наследственного материала, возникновения новых комбинаций генов или влияния на их развитие факторов окружающей среды.

Изменчивость выглядит как противоположность наследственности, но вместе с тем оба эти свойства тесно связаны, так как изменяются наследственные задатки — гены, определяющие развитие тех или иных признаков. Если бы репродукция молекул ДНК всегда происходила с абсолютной точностью, то при размножении организмов осуществлялась бы преемственность только существовавших прежде признаков. В этом случае приспособление видов к меняющимся условиям среды оказалось бы невозможным.

Изменчивость создаёт разнообразный материал для естественного отбора, т. е. отбора наиболее приспособленных особей к конкретным условиям существования в природных условиях. А это, в свою очередь, приводит к появлению новых форм жизни, новых видов организмов.

Рост и развитие. Способность к развитию — всеобщее свойство материи. Под развитием понимают необратимое направленное закономерное изменение объектов живой и неживой природы. В результате развития возникает новое качественное состояние объекта, вследствие которого изменяется его состав или структура. Развитие особи принято называть *индивидуаль-*

ным развитием или *онтогенезом* (от греч. *ontos* — сущее и *genesis* — происхождение, возникновение), а развитие живой природы в целом — историческим развитием, или *эволюцией*.

На протяжении онтогенеза постепенно и последовательно проявляются индивидуальные признаки и свойства организмов. В основе этого лежит поэтапная реализация наследственной программы.

Независимо от способа размножения все дочерние особи, образующиеся из одной зиготы или споры, почки или клетки, получают по наследству только генетическую информацию, т. е. возможность проявить те или иные признаки. Развитие сопровождается ростом. В процессе развития возникает специфическая структурно-функциональная организация индивида, а увеличение его массы (размеров тела) обусловлено репродукцией макромолекул, элементарных структур клеток и самих клеток.

Историческое развитие, или эволюция, — это необратимое и направленное развитие живой природы, сопровождающееся приобретением приспособлений, образованием новых видов и прогрессивным усложнением жизни, а также вымиранием прежде существовавших форм. Результатом эволюции является всё многообразие живых организмов на Земле.

Возникновение отдельной группы организмов принято называть *филогенезом* (от греч. *phylon* — род, племя и *генез*). Под этим понимают происхождение и развитие крупной систематической группы животных или растений. Например, филогенез хордовых животных — происхождение, развитие и систематика типа хордовых; антропогенез — возникновение и становление человека и т. д.

Раздражимость. Любой организм неразрывно связан с окружающей средой: он извлекает из неё питательные вещества, подвергается воздействию благоприятных и неблагоприятных факторов среды, вступает во взаимодействие с другими организмами и т. д. В процессе эволюции у живых организмов выработалось и закрепилось свойство избирательно реагировать на самые разнообразные внешние воздействия. Это свойство носит название *раздражимости*. Всякое изменение окружающих организм условий среды представляет собой по отношению к нему раздражение, а его реакция на внешние раздражители служит показателем его чувствительности и проявлением раздражимости.

Реакция многоклеточных животных на раздражение осуществляется с участием нервной системы и называется *рефлексом*.

Организмы, не имеющие нервной системы, например простейшие или растения, лишены и рефлексов. Их реакции, выражающиеся в изменении характера движения или роста, принято называть *таксисами* (от греч. *taxis* — расположение) или *тропизмами* (от греч. *tropos* — поворот, направление), прибавляя при их обозначении название раздражителя. Например, фототаксис — движение одноклеточных к свету, хемотаксис — перемещение организма по отношению к концентрации химических веществ. Каждый вид таксиса может быть положительным или отрицательным, однако всегда организм перемещается в зону оптимальной концентрации того или иного вещества или интенсивности действия физического фактора среды. Напри-

мер, фототаксис у эвглены зелёной объясняется тем, что способное к фотосинтезу одноклеточное животное при нормальных условиях стремится к более освещённому участку среды обитания (положительный фототаксис). При этом, если на клетку воздействует свет слишком сильной интенсивности, это вызовет перемещение организма в зону меньшей освещённости (отрицательный фототаксис) с целью предотвращения гибели.

Под тропизмами понимают определённый характер роста, который свойствен растениям. Так, гелиотропизм (от греч. *helios* — Солнце) означает рост побеговой системы растений (стебля, листьев) по направлению к Солнцу, а геотропизм (от греч. *geo* — Земля) — рост подземных частей (корней) в направлении к центру Земли.

Также для растений характерны *настии* (от греч. *nastos* — уплотнённый) — движения отдельных частей растительного организма, например движение листьев в течение светового дня, зависящее от положения Солнца на небосводе, раскрытие и закрытие венчика цветка и т. д.

Дискретность. Само это слово произошло от латинского слова *discretus*, что означает «прерывистый, разделённый». Дискретность — всеобщее свойство материи. Так, из курса физики и химии известно, что каждый атом обособлен и состоит из элементарных частиц и что атомы образуют молекулу. Простые молекулы входят в состав сложных соединений.

Жизнь на Земле также проявляется в виде дискретных форм. Это означает, что отдельный организм или иная биологическая система (вид, биоценоз и др.) состоит из отдельных изолированных, т. е. обособленных или ограниченных в пространстве, но тем не менее тесно связанных и взаимодействующих между собой частей, образующих структурно-функциональное единство. Например, любой вид организмов включает отдельные особи. Тело высокоорганизованной особи построено из пространственно ограниченных органов, которые, в свою очередь, состоят из отдельных клеток. Энергетический аппарат клетки представлен отдельными митохондриями, аппарат синтеза белка — рибосомами и т. д. вплоть до макромолекул, каждая из которых может выполнять свою функцию, лишь будучи пространственно изолированной от других.

Дискретность строения организма — основа его структурной упорядоченности. Она создаёт возможность его постоянного самообновления путём замены «износившихся» структурных элементов (молекул, ферментов, органоидов клетки, целых клеток) без прекращения выполняемой функции. Дискретность вида предопределяет возможность его эволюции путём гибели или устранения от размножения неприспособленных особей, сохранения и размножения индивидов с полезными для выживания признаками.

Авторегуляция. Это способность живых организмов, обитающих в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды, поддерживать относительное постоянство своей структурной организации, свойств, химического состава и интенсивность течения физиологических процессов — гомеостаз. При этом недостаток поступления каких-либо питательных веществ из окружающей среды мобилизует внутренние ресурсы организма, а избыток вы-

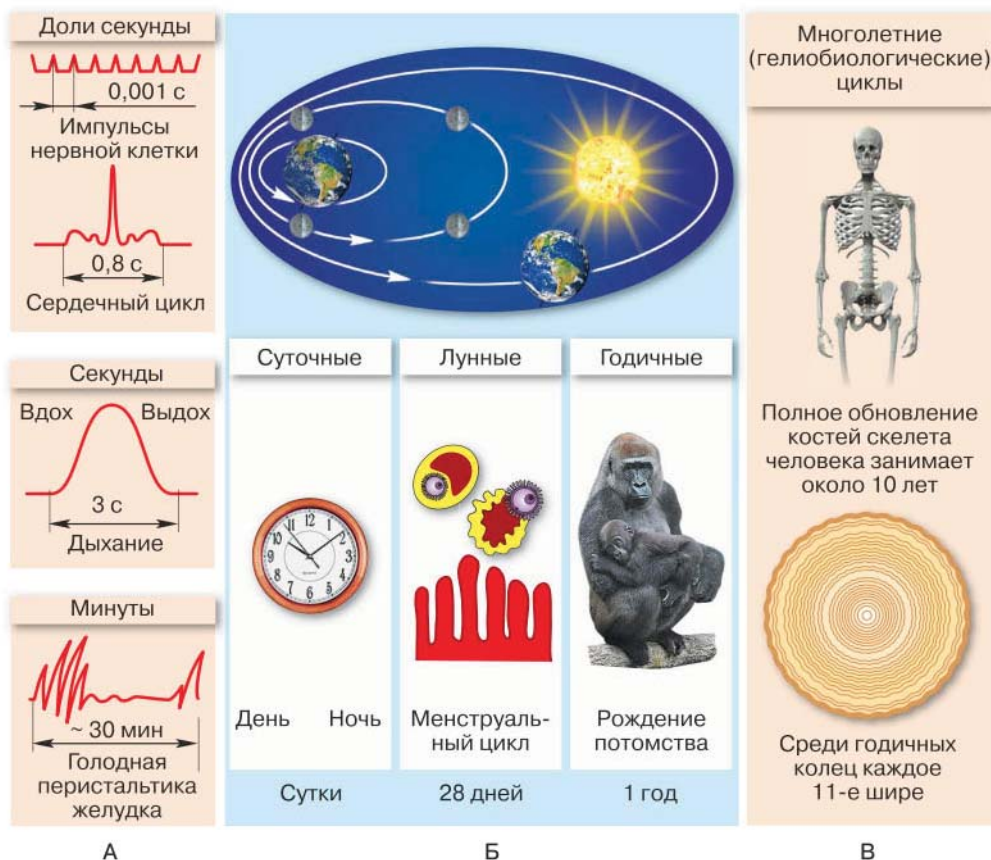


Рис. 1.3. Ритмичность в живой природе: А — короткие биологические ритмы; Б — суточные, месячные и годовые ритмы; В — многолетние ритмы

зывает запасание этих веществ. Подобные реакции осуществляются разными путями благодаря деятельности регуляторных систем — нервной, эндокринной, иммунной и некоторых других. Сигналом для включения/выключения той или иной регулирующей системы может быть изменение концентрации какого-либо вещества или состояния какой-либо системы. Неспособность биологической системы поддерживать гомеостаз заканчивается её разрушением, а в случае организма — его гибелью.

Ритмичность. Периодические изменения в окружающей среде оказывают глубокое влияние на природу и на собственные ритмы организмов. В биологии под *ритмичностью* понимают периодические изменения интенсивности физиологических функций и формообразовательных процессов с различными периодами колебаний (от нескольких секунд до года и столетия). Хорошо известны суточные ритмы сна и бодрствования у человека, сезонные ритмы активности и спячки у некоторых млекопитающих (сусликов, ежей, медведей) и многие другие (рис. 1.3).

Ритмичность направлена на согласование функций организма с окружающей средой, т. е. на приспособление к периодически меняющимся условиям существования. Нарушение ритмической организации процессов жизнедеятельности приводит к различным её нарушениям. Например, человек, не спавший всю ночь, чувствует себя некомфортно. При более серьёзных нарушениях ритмической организации наступают резкие изменения гомеостаза, приводящие к тяжёлым последствиям.

Энергозависимость. Живые тела представляют собой «открытые» для поступления энергии системы (рис. 1.4). Понятие «открытая система» заимствовано из физики. Под этим понимают динамическую, т. е. не находящуюся в состоянии покоя, систему, устойчивую лишь при условии непрерывного доступа к ней энергии и материи извне. Таким образом, живые организмы существуют до тех пор, пока в них поступает энергия и материя из окружающей среды. Следует отметить, что организмы, в отличие от объектов неживой природы, отграничены от окружающей среды оболочками (наружная клеточная мембрана одноклеточных, покровная ткань многоклеточных животных и растений). Эти оболочки регулируют обмен веществ между организмом и внешней средой, сводят к минимуму потери вещества и поддерживают пространственное единство системы.

Таким образом, живые организмы резко отличаются от объектов физики и химии не только своей исключительной сложностью и высокой структурной и функциональной упорядоченностью, но и сущностью протекающих в них процессов. Эти отличия придают жизни качественно новые свойства. Живое представляет собой особую ступень развития материи.



Рис. 1.4. Закрытая (А) и открытая (Б) системы

Многочисленные определения сущности жизни можно свести к двум основным. Согласно первому, жизнь определяется субстратом — носителем её свойств, например белком. Вторая группа определений оперирует совокупностью специфических физико-химических процессов, характерных для живых систем. Классическое определение Ф. Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их природой, причём с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка» — лишь формально может быть отнесено к первой категории, так как Энгельс имел в виду не собственно белки, а структуры, содержащие белок. С другой стороны, обмен веществ также не может служить единственным критерием жизни, да и сам нуждается в объяснении при посредстве жизни.

Определение жизни как особой формы движения материи, которая возникла на определённом этапе её развития, является всеобщим. Важное следствие, вытекающее из этого определения, состоит в наделении живых объектов специфическими качествами, не сводимыми лишь к физико-химическим закономерностям. Однако сложность жизненных явлений затрудняет формулировку однозначного определения жизни. Многочисленные трактовки её сущности различаются в зависимости от того, какие свойства живого авторы трактовок считают наиболее значимыми. Современному состоянию развития биологии лучше всего соответствует определение жизни, данное отечественным учёным М. В. Волькенштейном: *«Живые тела, существующие на Земле, представляют собой открытые саморегулирующиеся и самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот»*.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Живые системы проявляют общие свойства, отличающие их от объектов неживой природы.
- Нуклеиновые кислоты обеспечивают хранение, передачу и реализацию наследственной информации во всех клетках.
- В основе процессов метаболизма лежат взаимодействия органических молекул друг с другом.
- Обменные процессы в живом веществе биосферы обеспечивают гомеостаз — постоянство структурно-функциональной организации системы.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Перечислите и охарактеризуйте общие свойства живых систем.
- 2 Какие метаболические процессы протекают на уровне биосферы? В чём их принципиальное значение для живых организмов, обитающих на нашей планете?
- 3 Как проявляются различные свойства живого на различных уровнях организации?

Обзор пройденного материала главы 1

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Выделение уровней организации живой материи позволяет наиболее полно характеризовать отдельные проявления жизнедеятельности, являющиеся основой выработки обобщённых представлений о жизни.

Основа всех явлений жизни — процессы межмолекулярного взаимодействия органических соединений.

Метаболические процессы локализованы в определённых отделах клетки — элементарной структурно-функциональной единицы жизни.

В многоклеточных организмах клетки образуют ткани — совокупности клеток различных клеточных типов и межклеточного вещества, связанных выполнением общих функций. Из них формируются органы и системы органов, составляющие тело особи.

Организм, или особь, представляет собой самостоятельную, свободно существующую в сообществе себе подобных и других организмов биологическую систему, обладающую определённым генотипом.

Вид представляет собой систему надорганизменного уровня. Видом принято считать совокупность особей, сходных по структурно-функциональной организации, единых по происхождению, сходных в своих поведенческих реакциях, имеющих одинаковый кариотип, занимающих определённый ареал обитания, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство, а также взаимодействующих определённым образом с факторами среды и представителями других видов. Большинство видов, включая эндемичные — занимающие небольшие и ограниченные ареалы, представлены разнообразными популяциями. Популяция — совокупность организмов одного и того же вида, занимающих ареал внутри обширного местообитания вида, реально скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство, которое наследует признаки, адаптивные для обитателей данной территории. Популяции изолированы друг от друга различными географическими, экологическими или биологическими механизмами.

Виды живых организмов интегрированы в сообщества живых организмов — биоценозы, в которых виды связаны пищевыми и многими другими взаимодействиями.

Совокупность биогеоценозов формирует биосферу в целом. В биосфере живые организмы благодаря обмену веществ осуществляют непрерывный круговорот элементов и молекул.

Все живые системы различного иерархического уровня организации проявляют принципиально одинаковые свойства, качественно и количественно отличающие живое от объектов неживой природы.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

■ **Специальность — биолог.** Биология (от греч. *bios* — жизнь и *logos* — наука) изучает жизнь во всех её проявлениях. Современная биология уходит корнями в древность и берёт начало в странах Средиземноморья (Древний Египет, Древняя Греция). В XIX в. резко возросло число изучаемых биологами объектов, поэтому ботаника, зоология тоже стали дробиться на разделы, которые впоследствии сформировались в самостоятельные отрасли биологии (эмбриология, гистология, микробиология и т. д.) в соответствии с уровнем организации. В настоящее время работа биологов приобретает огромное практическое значение для медицины, сельского хозяйства, промышленности, разумного использования природных ресурсов и охраны природы. Проводится много интересных исследований, особенно в таких областях, как биотехнология, генная инженерия, и многих других.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

- 1. Каковы критерии выделения отдельных уровней организации живой материи?
- 2. В чём принципиальные различия свойств живой и неживой материи?
- 3. В чём заключается необходимость качественной характеристики свойств живого?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

- 1. Какое значение для развития биологических наук имеет выделение различных уровней организации?
- 2. Как на молекулярно-генетическом уровне проявляется целостность организма?

ЗАДАНИЯ

- 1. Охарактеризуйте признаки и свойства человека на различных уровнях организации.
- 2. Сравните сущность процессов обмена веществ в неживой природе и метаболизма.
- 3. Сформулируйте определение понятия «жизнь».

Возникновение жизни на Земле

Часто утверждают, что в настоящее время имеются все условия для возникновения примитивных живых существ, которые имелись когда-то. Но если бы сейчас в каком-либо тёплом маленьком водоёме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфаты и доступном воздействию света, тепла, электричества и т. п., химически образовался белок, способный к дальнейшим всё более сложным превращениям, то этот белок немедленно был бы разрушен или поглощён, что было невозможно в период до возникновения живых существ.

Чарлз Дарвин



Из этой главы вы узнаете, что вопрос о происхождении жизни на Земле, а также, вероятно, и на других планетах иных звёздных систем волновал человека с той поры, как он начал осознавать себя Человеком, стал познавать свой организм и окружающий мир. Первые попытки теоретического разрешения вопроса о происхождении жизни на Земле восходят к глубокой древности и носят отпечаток тех общих воззрений на живую природу, которые свойственны каждой эпохе. В этой главе вы познакомитесь с современными представлениями о возникновении жизни; узнаете, какие вопросы остаются неразрешёнными до настоящего времени.

2.1. История представлений о возникновении жизни

Многотысячелетняя история Homo sapiens знала не одну гипотезу о путях возникновения жизни и о месте человека в системе живых существ.

В этом вопросе с древности существуют две противоположные точки зрения. В соответствии с первой утверждается возможность происхожде-

ния живого из неживого — *теория абиогенеза*. Представители *теории биогенеза* отрицают самопроизвольное зарождение жизни. Последнее воззрение при дальнейшем развитии приводит к выводу, что жизнь столь же стара, как и неживая материя. Вокруг этих двух направлений и происходил спор о возникновении жизни на всём протяжении истории человечества.

Современные воззрения позволяют только поставить этот спор на строго научную почву и тем самым обосновать правильность теории абиогенеза. Они дают возможность наметить те факторы, которые привели к превращению неживой материи в живую, и те пути эволюции веществ, которые могли привести к возникновению живого.

2.1.1. Представления древних и средневековых философов

Общий уровень знаний в Древнем мире был невысок, и господствовавшие в то время представления отличались своей фантастичностью. Особенно это относится к такому явлению, как размножение. Так, греческий философ Эмпедокл (V в. до н. э.) приписывал деревьям способность нести яйца. Поэтому неудивительно, что даже такой крупный учёный, как Аристотель (IV в. до н. э.), высказывал аналогичные, нелепые, с нашей точки зрения, взгляды. Незнание способов размножения многих животных и растений служило, по-видимому, причиной того, что для них считалось возможным возникновение живых существ или из мёртвых останков, или из неорганических веществ. Например, вшам Аристотель приписывал происхождение из мяса, клопам — из соков тела животных, а дождевым червям — из ила прудов.

Следует отметить, что вопрос о происхождении жизни на Земле в церковной среде не стоял. Вся наука того времени была церковной. Взгляды на происхождение жизни в Средние века следует также расценивать как следствие невежества, которое по мере накопления знаний уступало место более прогрессивным представлениям. Однако, поскольку авторитет Аристотеля поддерживался средневековой церковью, идея самопроизвольного зарождения господствовала в умах длительное время и направляла средневековых алхимиков на поиски рецепта искусственного превращения неживого вещества в живую материю. Сюда относятся рецепты приготовления мышей из пшеницы при помощи «фермента», исходящего от грязной одежды; приготовление человека из гниющих жидкостей человеческого тела — мочи и крови, а также многие другие.

В более позднее время открытие микроскопа расширило представления о строении организма и показало сложность строения таких, например, существ, как насекомые, которые до того причислялись к простейшим организмам. В соответствии с этим была взята под сомнение и сама возможность их зарождения из неживого вещества.

Первые опыты в этом направлении принадлежат итальянскому учёному Ф. Реди (середина XVII в.). Он накрыл мясо кисеёй, не ограничивающей до-

ступ воздуха, и показал, что при этом на мясе не появляется личинок мясной мухи, которая обычно откладывает оплодотворённые яйца на гниющем мясе, и в нём появляются червеобразные личинки. Таким образом, и для этих насекомых оказался справедливым принцип «Всё живое из живого».

Чрезвычайно важны в этом отношении взгляды английского учёного У. Гарвея (XVII в.). Ему принадлежит большой научный труд, в котором он провозгласил принцип «Всё живое — из яйца». Правда, и Гарвей отдал дань представлениям своей эпохи, допуская возможность самозарождения для таких животных, как насекомые или черви.

С другой стороны, благодаря микроскопу было открыто существование огромного числа мельчайших живых существ, организованных ещё проще, чем насекомые, черви и другие из ранее известных животных. К этому следует добавить ещё и микроорганизмы, в огромных количествах заселяющие растворы органических веществ, объяснить появление которых в этих средах в то время было невозможно. Подобные обстоятельства благоприятствовали тому, что идея самозарождения получила кажущееся подкрепление.

Среди работ данного направления следует отметить первые по времени экспериментальные исследования ирландского священника Д. Нидгема (1748), который наполненные питательным раствором колбы подвергал нагреванию на тлеющих углях. Высокая температура, по его мнению, должна была убить все зародыши, которые могли бы проникнуть в колбу извне. Тем не менее спустя несколько дней в сосудах вновь появлялись микроорганизмы, что служило для Нидгема неопровержимым доказательством их зарождения из неживой материи.

Взгляды и исследования Нидгема нашли широкий отклик среди учёных того времени и долго ещё служили опорой теории самозарождения. Многие учёные повторяли и модифицировали опыты ирландского священника, но не всегда получали одинаковые результаты.

2.1.2. Работы Л. Пастера

Окончательно опровергли воззрения о самозарождении блестящие исследования французского микробиолога Луи Пастера, проведённые в 70-х гг. XIX в. Успех этих работ был подготовлен рядом предшествующих экспериментов.

Благодаря прекрасно задуманным и осуществлённым им экспериментам Пастер смог придать своим заключениям исключительную убедительность. Последние имели целью не только доказать правильность положений автора, но и выявить ошибки его противников и вскрыть причины отдельных неудач его предшественников.

Пастер заполнял колбу питательной средой, а горлышку придавал S-образную форму (рис. 2.1). Кипячением из колбы выгонялся воздух, который при остывании жидкости возвращался обратно. Микроорганизмы из воздуха при этом оседали на изгибе шейки, и жидкость в сосуде оставалась

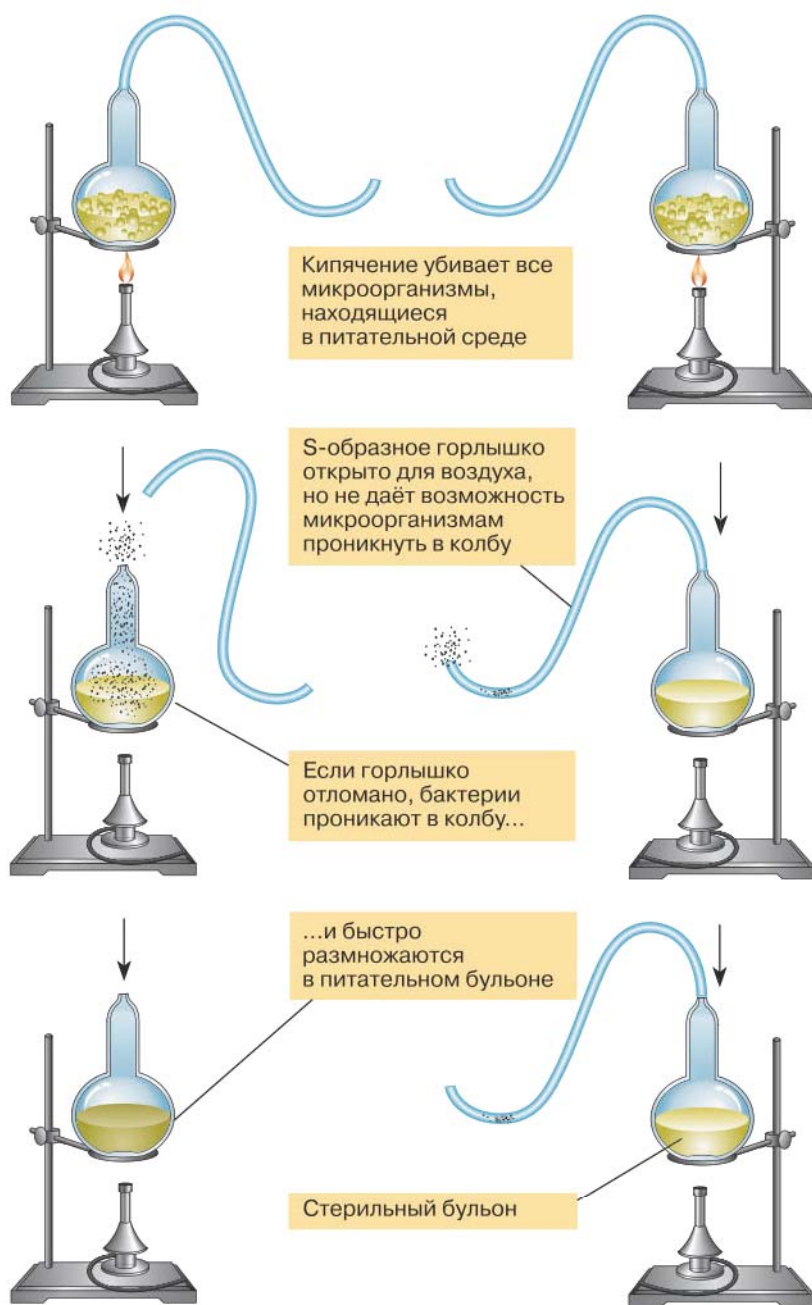


Рис. 2.1. Опыты Л. Пастера

стерильной неопределённо долго. Стоило только отрезать шейку колбы, как через несколько дней в жидкости появлялись бактерии. Появления их можно было также добиться, наклоня баллон и смывая микроорганизмы, осевшие в изгибе трубки.

Работы Пастера явились переломным моментом в истории учения о происхождении жизни. Вопрос о самозарождении в том виде, в каком он был поставлен в XVII и XVIII вв., разрешился в отрицательном смысле, а принцип «Всё живое — из живого» для всех известных существ стал по праву считаться справедливым и не знающим ни одного исключения.

Вопрос о происхождении жизни, однако, не был разрешён опытами Пастера — он был только заново переформулирован, но на этот раз вполне научно: как возникли живые организмы? Этому способствовало углубление представлений о жизни, особенно учение о клетке как основе строения организмов, и развитие физико-химических наук. После Пастера в учении о происхождении жизни ни микроорганизмы вообще, ни известные нам даже наиболее просто устроенные их представители не рассматриваются больше как источники появления в современных условиях более сложных живых существ. Вопрос этот переносится на клетку с её сложным химическим составом и строением. Проблема получает более конкретную формулировку, ибо ставится вопрос не только о происхождении простейших клеток, но и о возможности их искусственного создания из неорганических веществ.

Наряду с этим вновь появились старые представления о непрерывности и вечности жизни, также вооружённые новейшими достижениями в области биологии, астрономии и физики.

2.1.3. Теории вечности жизни

Теории вечности жизни возникли почти одновременно с появлением работ Л. Пастера и на первый взгляд являются логическим выводом из последних.

Одной из первых подобных теорий следует признать *теорию панспермии*, в основной своей форме провозглашённую немецким учёным Г. Рихтером в 1865 г. Согласно Рихтеру, жизнь на Земле не возникала из неорганических веществ, а была занесена с других планет. В связи с этим естественно возникал вопрос о том, насколько возможно такое перенесение жизни с одной планеты на другую через разделяющие их огромные пространства. Доводы в пользу возможности такого хода событий черпались в области физики, ведь защитниками данной теории являлись в первую очередь представители этой науки — выдающиеся учёные Г. Гельмгольц, Г. Томсон, С. Аррениус, П. Лазарев и др. Вопрос сводился к двум основным пунктам: при помощи каких сил может происходить перенос зародышей жизни с одной планеты на другую и могут ли эти зародыши сохранять жизнеспособность во время путешествия по космическому пространству?

Исходя из представлений Томсона и Гельмгольца, споры бактерий и других микроорганизмов могли быть занесены на Землю с метеоритами.

Уместно заметить: современные сторонники теории панспермии полагают, что основная масса органических веществ, явившихся материалом, из которого возникали живые существа, доставлена на планету метеоритами. Лабораторные исследования вскоре продемонстрировали высокую устойчивость живых организмов к неблагоприятным воздействиям. Например, длительное выдерживание спор и семян растений в жидком кислороде или азоте не сопровождалось нарушением их жизнеспособности.

Теория панспермии не может, однако, помочь разрешить вопрос о происхождении жизни. Она лишь пытается объяснить появление жизни на Земле, но не её изначальное возникновение. В этом смысле она только отодвигает проблему, не разрешая её. Развитием подобных представлений можно считать *теорию вечности жизни*, которую выдвинул немецкий учёный В. Прейер в 1880 г., нашедшую положительный отклик со стороны академика В. И. Вернадского. По Прейеру, проблемы происхождения жизни вообще не существует. Учёный рассматривает жизнь как существующую вечно. Более того, он ставит вопрос о происхождении неживого из живого, предшествовавшего ему во времени. В соответствии с этим исследователь рассматривал раскалённые массы формировавшегося земного шара как гигантские живые организмы со своим особым обменом веществ. По мере остывания Земли такие массы распадались на части, которые не могли вновь слиться и поэтому выпадали из жизненного круговорота. Они-то и составили неорганическую природу, остальные же сформировали живую материю, существующую поныне.

2.1.4. Материалистические теории происхождения жизни

Проблемы происхождения жизни для теорий вечности жизни не существует по той простой причине, что эти теории стирают различия, существующие между живым и неживым. Поскольку они исходят из единства комплекса «живое — неживое», для них не существует и вопроса о происхождении одного от другого. Совсем иначе обстоит дело, если принять в качестве основного постулата наличие специфических различий между живой и неживой материей. В этом случае сам собой возникает вопрос о возникновении и механизме появления этих различий. Разрешение настоящего вопроса неразрывно связано с теми представлениями, которые существуют о природе различий между неживой материей и живыми организмами.

Правильная постановка этого вопроса стала возможной лишь после исследований Л. Пастера и в связи с расширением и углублением самого понятия живого. Особенное значение в истории проблемы имела теория немецкого учёного Э. Пфлюгера (1875).

Вопрос о происхождении жизни для Пфлюгера, как и для современных учёных, сводился к вопросу о происхождении белковых веществ и о той внутренней их организации, которая составляет характерное отличие бел-

ков живой «протоплазмы». Автор соответственно разбирает различия между «живым» и «мёртвым» белком, основное из которых заключается в неустойчивости «живого» белка, его способности к изменениям в отличие от инертного «мёртвого» белка. Эти свойства «живого» белка во времена Пфлюгера приписывали наличию в его молекуле кислорода. Это воззрение в настоящее время оставлено. Из других представлений о различиях между «живым» и «мёртвым» белком учёный останавливается на содержании в молекуле «живого» белка цианогруппы ($-\text{CN}$) и соответственно этому пытается создать представление о происхождении этого основного для белковой молекулы радикала. Исходя из этого, исследователь считает, что цианиды возникли ещё в то время, когда Земля представляла собой расплавленную или раскалённую массу. Именно при этих температурах в лаборатории удаётся получить указанные соединения искусственным путём. Впоследствии, при охлаждении земной поверхности, соединения циана с водой и с другими химическими веществами привели к образованию белковых веществ, наделённых «жизненными» свойствами.

В теории Пфлюгера, в настоящее время устаревшей, ценным является материалистический подход к проблеме происхождения жизни и выделение белка как важнейшей составной части протоплазмы. Происхождение белковых веществ можно представить себе и иначе. И действительно, вскоре после Пфлюгера появились другие попытки подойти к разрешению этого вопроса с биохимической стороны. Одной из них является теория английского учёного Дж. Эллена (1899).

Первое упоминание азотистых соединений на Земле Эллен, в противоположность Пфлюгеру, приурочивает к тому периоду, когда пары воды вследствие охлаждения конденсировались в воду и покрыли поверхность Земли. В воде были растворены соли металлов, имеющие первостепенное значение для образования и деятельности белка. В ней же содержалось известное количество углекислоты, которая вступала в соединение с оксидами азота и с аммиаком. Последние могли образоваться при электрических разрядах, имевших место в атмосфере, содержащей азот.

Уже эти теории, относящиеся к концу XIX столетия, ясно намечают основное направление, по которому и в настоящее время идёт разрешение спора о возникновении живого.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первые попытки объяснить возникновение жизни на Земле были известны ещё в Древнем мире.
- Представления древних людей о возникновении жизни на Земле носили вначале стихийно-материалистический характер.
- В процессе развития цивилизации в вопросе возникновения жизни на Земле сменяли друг друга материалистические и идеалистические воззрения.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Каковы основы и сущность жизни, по мнению древнегреческих философов?
- 2 В чём заключается смысл опытов Ф. Реди?
- 3 Опишите опыты Л. Пастера, доказывающие невозможность самозарождения жизни в современных условиях.
- 4 В чём состоит сущность теорий вечности жизни?
- 5 Какие материалистические теории возникновения жизни вам известны?

2.2. Современные представления о возникновении жизни

Вопрос о происхождении живого не может быть разрешён, если неизвестны основные признаки или свойства жизни. Только имея в распоряжении данные о составе, строении и процессах, протекающих в живых системах, можно попытаться создать представление о тех условиях, при которых могла бы возникнуть жизнь, и тех путях, которые могли привести к её появлению. Это, бесспорно, самый сложный вопрос современной биологии, особенно если учесть, что возникновение жизни восходит к отдалённым периодам истории Земли, мало доступным изучению.

Попробуем представить себе место биологической эволюции в общем процессе развития материального мира. Для этого необходимо проследить пути преобразования вещества с самого начала — с образования неорганических веществ в космическом пространстве и формирования планетных систем.

2.2.1. Эволюция химических элементов в космическом пространстве

Что собой представляет межзвёздное пространство? Какие процессы протекают в нём? Ответ на эти и многие другие вопросы лежит на стыке нескольких наук — химии, физики и астрономии.

Спектроскопия — физический метод исследования, являющийся важнейшей точкой соприкосновения астрономии и химии. Анализ света, излучаемого звёздами, даёт богатые сведения об их химическом составе. Исследование спектров позволяет не только идентифицировать химические элементы, но даёт также и другую информацию. Например, сравнивая яркость линий одного и того же элемента, можно измерить температуру источника, а содержание в звезде каждого элемента можно узнать, измеряя относительную интенсивность его главных спектральных линий.

Таблица 2.1

Содержание во Вселенной некоторых из наиболее распространённых элементов

Атомы	Относительное содержание, число атомов	Атомы	Относительное содержание, число атомов
Водород	10 000 000	Аргон	42
Гелий	1 400 000	Алюминий	19
Кислород	6800	Кальций	17
Углерод	3000	Натрий	17
Неон	2800	Фосфор	3
Азот	910	Калий	0,8
Магний	290	Литий	0,003
Железо	80		

С конца XIX в. было зарегистрировано более 2 млн спектров примерно 15 тыс. звёзд и Солнца. На основе их изучения был сделан вывод, что всюду во Вселенной существуют одни и те же химические элементы и выполняются одни и те же физические законы (табл. 2.1).

Водород — наиболее часто встречающийся и самый простой элемент во Вселенной. Его атом состоит из одного протона и одного электрона. Если первичное вещество Вселенной составлял исключительно водород, то можно объяснить не только наличие, но и распространённость всех остальных элементов в настоящее время. В такой первичной Вселенной, состоящей из чистого водорода, образовались звёзды. Они являются довольно крупными гравитационно-связанными скоплениями вещества, в ходе образования которых температура повышается настолько, что начинают протекать ядерные реакции. Основной ядерной реакцией является слияние ядер атомов водорода. В этой реакции водород превращается в гелий с выделением энергии (рис. 2.2). Масса ядра атома гелия, состоящего из двух протонов и двух нейтронов, точно измерена и составляет 4,0026 атомной единицы массы (а. е. м.). При давлении и температуре, достаточно высоких для того, чтобы началась реакция слияния водородных атомов, четыре атома водорода сливаются в один атом гелия. Но масса одного атома водорода равна 1,0079 а. е. м., следовательно, четыре его атома имеют массу 4,0316 а. е. м. Разность между массой четырёх атомов водорода и массой одного атома гелия равна 0,029 а. е. м. — это очень небольшое число, но именно оно движет Вселенной. По закону сохранения массы и энергии эта разность масс превращается в энергию излучения.

Согласно уравнению А. Эйнштейна, энергия равна массе, умноженной на квадрат скорости света. Превращение водорода в гелий сопровождается небольшой потерей массы — 0,7% на каждый атом гелия — и высвобождением колоссальных количеств энергии.

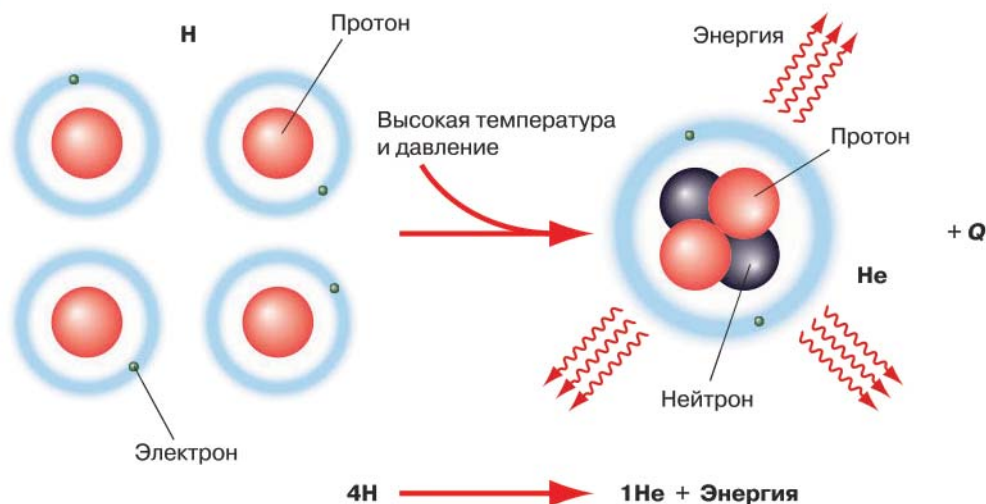


Рис. 2.2. Реакция ядерного синтеза

Дальнейшее взаимодействие элементов приводит к возникновению других элементов. Очевидно, что реакции последних между собой приводят к образованию более сложных молекул и их комплексов — пылевых частиц. Газы и пылевые частицы образуют в космическом пространстве скопления газовой-пылевой материи — туманности. Примером такого скопления может служить гигантская туманность в созвездии Ориона (рис. 2.3). Эту туманность в районе «меча» Ориона можно видеть в бинокль. Она имеет около 15 световых лет в диаметре и содержит такое количество газа и пыли, которого



Рис. 2.3. Туманность — скопление газа и пыли, из которого формируются звёзды и окружающие их планеты

достаточно для образования 100 тыс. звёзд размером с наше Солнце. Туманность Ориона, отстоящая от нас на расстояние около 1500 световых лет, является ближайшей к нам туманностью.

2.2.2. Образование планетных систем

Учёные полагают, что туманности являются этапом формирования галактик, или крупных звёздных систем. В моделях теорий такого типа планеты представляют собой побочный продукт образования звёзд. Эта точка зрения, впервые высказанная в XVIII в. И. Кантом и позднее развитая П. Лапласом, Д. Койпером, Д. Альвенем и Р. Камероном и другими учёными, подтверждается целым рядом научных исследований.

Молодые звёзды обнаруживаются внутри туманностей — области относительно концентрированного межзвёздного газа и пыли, размеры которых составляют несколько световых лет. Туманности встречаются по всей нашей Галактике. Полагают, что звёзды и связанные с ними планетные системы образуются внутри этих громадных облаков материи.

С помощью спектроскопии было показано, что межзвёздное вещество состоит из газов — водорода, гелия и неона — и пылевых частиц, имеющих размеры порядка нескольких микрон и состоящих из металлов и других простых молекул. Поскольку температура межзвёздного пространства очень низка (10—20 К), всё космическое вещество, кроме упомянутых газов, находится в замёрзшем состоянии на пылевых частицах. Более тяжёлые элементы и некоторое количество водорода ведут своё происхождение от звёзд предшествующих поколений. Некоторые из этих звёзд взорвались как сверхновые, вернув в межзвёздную среду оставшийся водород и обогатив её образованными в их недрах более тяжёлыми элементами.

Учёными-астрофизиками установлено, что средняя концентрация газа в межзвёздном пространстве — всего 0,1 атома $\text{H}/\text{см}^3$, тогда как концентрация газа в туманностях приблизительно 1000 атомов $\text{H}/\text{см}^3$, т. е. в 10 000 раз больше. (Для сравнения: в 1 см^3 атмосферного воздуха содержится примерно $2,7 \times 10^{19}$ молекул в пересчёте на водород.)

Когда газово-пылевое облако становится достаточно большим в результате медленного оседания и слипания (аккреции) межзвёздного газа и пыли под действием гравитации, оно становится неустойчивым — в нём нарушается близкое к равновесию соотношение между давлением и гравитационными силами. Гравитационные силы преобладают, и поэтому облако сжимается. В ходе ранних фаз сжатия тепло, высвобождающееся при превращении гравитационной энергии в энергию излучения, легко покидает облако, поскольку относительная плотность вещества мала. По мере возрастания плотности вещества начинаются новые важные изменения. Вследствие гравитационных и других флуктуаций, а также преобладания центробежных сил над центростремительными крупное облако дробится на облака меньшего размера, которые, в свою очередь, образуют ещё более мелкие фрагменты, в конечном счёте по своей массе и размерам в несколько раз превышающие нашу Солнечную систему (рис. 2.4). Фрагментация туманно-

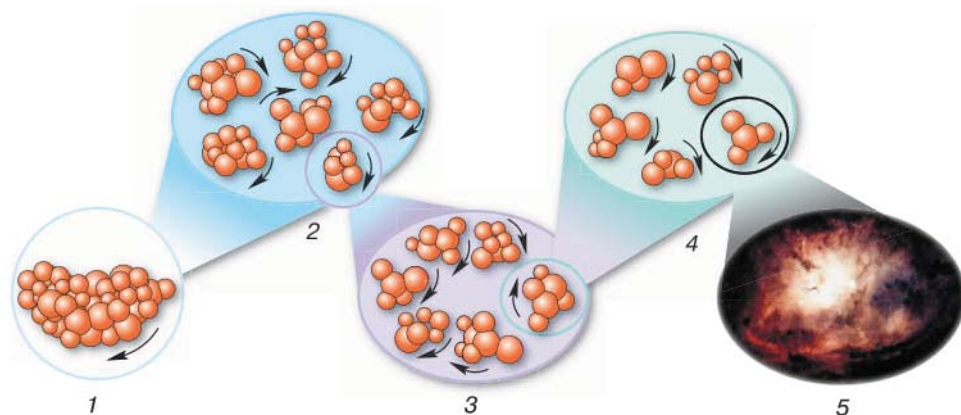


Рис. 2.4. Фрагментация туманности (1—4) и образование протозвёздного диска (5)

сти происходит до тех пор, пока в скоплении газовой-пылевой материи его масса и скорость вращения не обусловят преобладания центростремительных сил над центробежными. Эти облака называют протозвёздами. Конечно, некоторые протозвёзды массивнее, чем наша Солнечная система, они образуют более крупные и более горячие звёзды, тогда как менее массивные протозвёзды образуют меньшие и более холодные звёзды, эволюционирующие медленнее, чем первые. Размеры протозвёзд ограничены верхним пределом, выше которого произошла бы дальнейшая фрагментация, и нижним пределом, определяемым той минимальной массой, которая требуется для поддержания ядерных реакций.

Сначала потенциальная гравитационная энергия, превращающаяся в тепло (энергию излучения), в ходе гравитационного сжатия просто излучается наружу. Но по мере того как плотность вещества возрастает, поглощается всё большее количество энергии излучения и в результате возрастает температура. Летучие соединения, первоначально замёрзшие на частицах пыли, начинают испаряться. Теперь к H_2 , He и Ne примешиваются такие газы, как аммиак (NH_3), метан (CH_4), пары воды (H_2O) и цианистый водород (HCN). Эти газы поглощают последующие порции энергии излучения, диссоциируют и подвергаются ионизации.

Гравитационное сжатие протекает до тех пор, пока выделяющаяся энергия излучения рассеивается при испарении и ионизации молекул в частицах пыли. Когда молекулы полностью ионизируются, температура быстро возрастает, сжатие почти прекращается, так как давление газа начинает уравнивать силы тяготения. Таким образом заканчивается фаза быстрого гравитационного сжатия (коллапса).

В этот момент своего развития протозвезда, соответствующая по размерам нашей системе, представляет собой диск с утолщением в центре и температурой приблизительно 1000 К на уровне орбиты Юпитера. Такой протозвёздный диск продолжает эволюционировать: в нём происходит пе-

рестройка, и он медленно сжимается. Сама протозвезда постепенно становится всё более компактной, массивной и горячей, так как теперь тепло может излучаться только с её поверхности. Передача тепла из глубины протозвезды к её поверхности осуществляется с помощью конвекционных токов. Область от поверхности протозвезды до расстояния, эквивалентного орбите Плутона, заполнена газом-пылевым туманом.

В ходе этого сложного ряда сжатий, который, как полагают учёные, потребовал около 10 млн лет, момент количества движения системы должен сохраняться. Вся Галактика вращается, совершая 1 оборот за 100 млн лет. По мере сжатия пылевых облаков их момент количества движения не может измениться — чем сильнее они сжимаются, тем быстрее вращаются. Благодаря сохранению момента количества движения форма сжимающегося пылевого облака изменяется от сферической к дискообразной. По мере сжатия оставшегося вещества протозвезды его температура становилась достаточно высокой для начала реакции слияния атомов водорода и образования из них других элементов.

Планеты формировались из оставшихся газов и пыли на периферии протозвёздного диска (рис. 2.5). Агломерация межзвёздной пыли под действием гравитационного притяжения приводит к образованию звезды и планет примерно за 10 млн лет (1—4). Звезда входит на главную последовательность (4) и остаётся в устойчивом состоянии примерно в течение 8000 млн лет, постепенно перерабатывая водород. Затем звезда покидает главную последо-

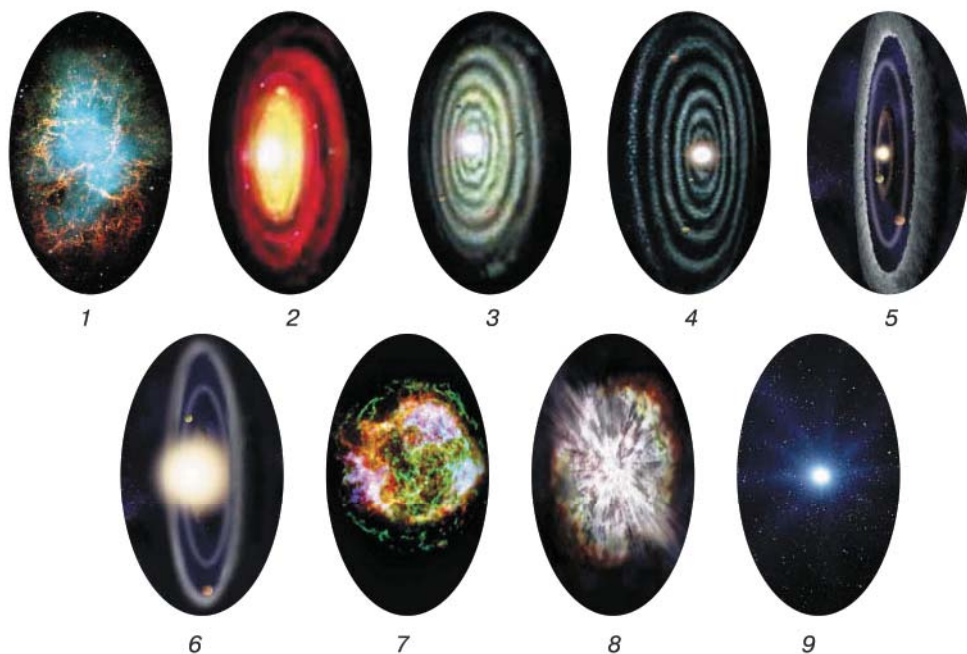


Рис. 2.5. Эволюция планетной системы (объяснения в тексте)

вательность, расширяется до красного гиганта (5 и 6) и «поглощает» свои планеты в течение последующих 100 млн лет. После нескольких тысяч лет пульсирования в качестве переменной звезды (7) она взрывается как сверхновая (8) и, наконец, сжимается до белого карлика (9). Хотя обычно планеты Солнечной системы считают массивными объектами, общая масса всех планет составляет всего лишь 0,135% от массы Солнечной системы.

Наши планеты и, как предполагают астрономы, планеты, образующиеся в любом протозвёздном диске, располагаются в двух главных зонах. Внутренняя зона, которая в Солнечной системе простирается от Меркурия до пояса астероидов, представляет собой зону мелких планет земного типа. Здесь, в фазе медленного сжатия протозвезды, температуры настолько высоки, что испаряются даже металлы. Внешняя холодная зона содержит такие газы, как H_2O (пары), He и Ne , и частицы, покрытые замёрзшими летучими веществами типа H_2O , NH_3 и CH_4 . Эта внешняя зона с планетами типа Юпитера содержит гораздо больше вещества, чем внутренняя, поскольку она имеет огромные размеры и значительная часть летучих веществ, первоначально находившихся во внутренней зоне, выталкивается наружу в результате деятельности протозвезды.

Один из способов построения картины эволюции звезды и вычисления её возраста — анализ большой случайной выборки звёзд. При этом измеряют расстояния до звёзд, их видимый блеск и цвет каждой звезды. Цвет звезды определяется её температурой: голубой цвет соответствует очень горячим звёздам, белый — горячим, а красный — относительно холодным.

На рисунке 2.6 представлена диаграмма Герцшпрунга—Рассела, отражающая зависимость между абсолютной звёздной величиной и цветом для большого числа звёзд. Поскольку эта классическая диаграмма включает звёзды всевозможных размеров и возрастов, она соответствует «средней» звезде на различных стадиях её эволюции.

Большинство звёзд располагается на прямолинейной части диаграммы; они испытывают лишь постепенные изменения равновесия по мере выгорания содержащегося в них водорода. На этой части диаграммы, которая называется главной последовательностью, звёзды с большей массой имеют более высокую температуру. В них быстрее протекает реакция слияния атомов водорода, а продолжительность их жизни меньше. Звёзды с массой, меньшей чем у Солнца, имеют более низкую температуру, слияние водородных атомов протекает в них медленнее и продолжительность их жизни больше. Когда какая-либо звезда главной последовательности израсходует около 10% своих исходных запасов водорода, её температура снизится и произойдёт расширение. По предположениям учёных, красные гиганты представляют собой «состарившиеся» звёзды всех размеров, принадлежавшие ранее главной последовательности. При точном определении возраста звезды эти факторы следует принимать во внимание. Вычисления с их учётом показывают, что в нашей Галактике нет звёзд старше 11 000 млн лет. Некоторые маленькие звёзды соответствуют этому возрасту, а многие более крупные — гораздо моложе. Самые массивные звёзды могут находиться на главной последовательности не более 1 млн лет. Солнце и звёзды

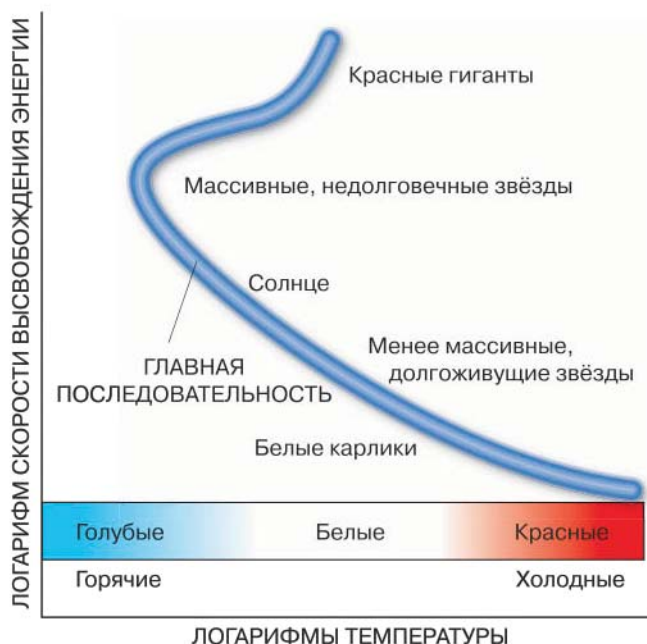


Рис. 2.6. Диаграммы Герцшпрунга—Рассела

подобных размеров находятся на главной последовательности около 10 000 млн лет, прежде чем достигают стадии красных гигантов.

Вокруг звёзд вращаются спутники — планеты. Каким же условиям должна отвечать планета, чтобы на ней могла возникнуть и существовать жизнь? Во-первых, расстояние от планеты до звезды должно быть оптимальным, для того чтобы температура на спутнике находилась в пределах, обеспечивающих жидкое состояние воды, а орбита планеты должна быть близкой к круговой. Во-вторых, скорость вращения планеты вокруг своей оси может быть во много раз выше, чем та, с которой планета движется вокруг звезды. Только в этом случае энергия от звезды будет равномерно согревать поверхность планеты. В-третьих, звезда должна характеризоваться постоянством излучения. И наконец, в-четвёртых, размеры планеты должны быть достаточно большими, чтобы удерживать атмосферу. Всем этим условиям удовлетворяет Земля. Учёные считают, что в нашей Галактике — Млечном Пути имеется около 10 тыс. планет земного типа.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Материя находится в непрерывном движении и развитии.
- Биологическая эволюция является собой определённый качественный этап эволюции материи в целом.

- Преобразования элементов и молекул в космическом пространстве происходят постоянно с очень невысокой скоростью.
- Процесс формирования планетных систем вполне закономерен и подчиняется законам физики.
- Планеты земного типа отвечают космическим и планетарным условиям, необходимым для возникновения жизни.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое реакции ядерного синтеза? Приведите примеры.
- 2 Как в соответствии с гипотезой Канта—Лапласа из газово-пылевой материи формируются звёздные системы?
- 3 Есть ли различия в химическом составе планет одной и той же звёздной системы?
- 4 Какие физические законы лежат в основе формирования звёзд и планет?
- 5 Перечислите космические и планетарные предпосылки возникновения жизни на Земле.

2.2.3. Первичная атмосфера Земли и химические предпосылки возникновения жизни

Придерживаясь изложенной в предыдущем параграфе точки зрения на происхождение планетных систем, можно сделать достаточно обоснованные оценки элементного состава первичной атмосферы Земли. Частично современные взгляды основываются, конечно, на огромном преобладании в космосе водорода; он обнаруживается также и в Солнце.

Предполагается, что атмосфера первичной Земли, имевшей большую среднюю температуру, была примерно такова: до гравитационной потери водород составлял большую её часть, а главными молекулярными составляющими были метан, вода и аммиак.

Начальная атмосфера Земли могла изменяться в результате самых различных процессов, в первую очередь в результате диффузионного ускользания водорода и гелия, составлявших значительную её часть. Эти элементы — самые лёгкие, и они должны были утрачиваться из атмосферы, ибо гравитационное поле нашей планеты мало в сравнении с полем планет-гигантов. Большая часть начальной атмосферы Земли должна была быть утеряна за очень короткое время; поэтому предполагается, что многие газы более поздней земной атмосферы были захоронены в недрах Земли и выделились в неё в результате постепенного разогрева земных пород. Предположительно, первичную атмосферу Земли составляли органические вещества того же рода, которые наблюдаются в кометах: молекулы со связями углерод—водород, углерод—азот, азот—водород, сера—водород и кислород—водород. Помимо них, при гравитационном разогреве земных

недр, вероятно, появлялись также водород, метан, окись углерода, аммиак, вода и т. д. Таковы те вещества, с которыми проведено большинство экспериментов по моделированию первичной атмосферы.

Что же могло в действительности происходить в условиях первичной Земли? Для того чтобы ответить на этот вопрос, необходимо знать, какие виды энергии, вероятнее всего, воздействовали на её атмосферу.

2.2.4. Источники энергии и возраст Земли

Развитие и преобразование материи без притока энергии невозможно. Рассмотрим те источники энергии, которые обуславливают дальнейшую эволюцию веществ уже не в космосе, а на нашей планете.

Оценить роль источников энергии нелегко; ведь при этом необходимо учитывать неравновесность условий, охлаждение продуктов реакции и степень их экранирования от источников энергии.

По-видимому, любые источники энергии оказывали значительное влияние на преобразование веществ на нашей планете (табл. 2.2). Как это происходило? Конечно, свидетельств объективного характера просто не существует. Однако процессы, протекавшие на нашей Земле в глубокой древности, можно смоделировать в эксперименте. Во-первых, необходимо определить временные границы, а во-вторых, воспроизвести с возможной точностью условия в каждой из эпох существования планеты.

Для обсуждения вопросов о происхождении жизни на Земле, помимо знания источников энергии, необходимых для преобразования материи, нужно иметь и достаточно чёткое представление о времени этих преобразований.

Таблица 2.2

Возможные источники энергии для первичной химической эволюции

Источник энергии	Среднее количество энергии на всю поверхность Земли ($\times 10^{20}$ кал/год)
Распад ^{40}K (в настоящее время)	0,3
Распад ^{40}K ($2,6 \times 10^9$ лет назад)	1,2
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны < 150 нм	0,08
Ультрафиолетовое излучение с длиной волны 150—200 нм	4,5
Вулканизм (лава при 1000°C)	0,04
Удары метеоритов	0,05 (вероятно)
Молнии	0,05

Развитие физических наук в настоящее время предоставило биологам несколько эффективных методов определения возраста тех или иных пород земной коры. Сущность этих способов заключается в анализе соотношения различных изотопов и конечных продуктов ядерного распада в образцах и соотнесении результатов исследования со временем расщепления исходных элементов (табл. 2.3).

Использование подобных методов позволило учёным построить временную шкалу истории Земли с момента её остывания, 4500 млн лет назад, и до настоящего времени (табл. 2.4). Теперь наша задача состоит в том, чтобы внутри этой шкалы установить, каковы были условия на примитивной Земле, какого рода атмосферу имела Земля, каковы были температура и давление, когда образовались океаны и как сформировалась сама планета.

Таблица 2.3

Периоды полураспада и другие данные о некоторых элементах, используемых при определении возраста Земли

Исходный элемент	Конечный элемент	Вид распада	Период полураспада, годы
^{14}C	^{14}N	β -распад	$5,7 \times 10^3$
^{40}K	^{40}Ar ^{40}Ca	Электронный захват β -распад	$1,3 \times 10^9$
^{232}Th	^{208}Pb и 6 β -частиц	α -распад	$1,39 \times 10^{10}$
^{235}U	^{207}Pb и 7 β -частиц	То же	$7,13 \times 10^8$
^{238}U	^{206}Pb и 8 β -частиц	То же	$4,51 \times 10^{10}$

Таблица 2.4

Геохронологическая шкала

Эра	Возраст, млн лет	Эффективные методы датировки	Главные особенности Земли
Наше время	0—1	^{14}C	Обилие ископаемых
Кайнозой	1—62	То же	То же
Мезозой	62—230	То же	То же
Палеозой	230—570	Радиометрические методы: U/Pb, K/Ar, Rb/Sr	То же
Протерозой	570—2600	То же	Микроископаемые, появляется свободный кислород
Архей	2600—3600	То же	Протобионты
Доархейская	3600—4500	То же	Химическая эволюция

2.2.5. Условия среды на древней Земле

Сегодня воссоздание условий, в которых возникли первые «зародыши жизни», имеет принципиальное значение для науки. В этом деле велика заслуга А. И. Опарина, предложившего в 1924 г. первую концепцию химической эволюции. Согласно ей, в качестве отправной точки в лабораторных экспериментах по воспроизведению условий первичной Земли предлагалась бескислородная атмосфера, имеющая восстановительный характер.

В 1953 г. американские учёные Г. Юри и С. Миллер подвергли смесь метана, аммиака, водорода и воды действию электрических разрядов (рис. 2.7). Впервые с помощью такого эксперимента среди полученных продуктов были идентифицированы аминокислоты — глицин, аланин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты.

Опыты Миллера и Юри стимулировали исследования молекулярной эволюции и происхождения жизни во многих лабораториях по всему миру, в том числе и в нашей стране А. Г. Пасынским и Т. Е. Павловской. Они привели к комплексному изучению проблемы, в ходе чего были синтезированы биологически важные соединения. Основные условия на первобытной Земле, принятые во внимание исследователями, приведены в таблице 2.5.

Расчёты, в которых учитывался парниковый эффект, а также приближительная интенсивность солнечной радиации в абиотическую эру, привели к значениям на несколько десятков градусов выше температуры замерзания. Почти все эксперименты по воссозданию условий первичной Земли выполнены при температурах от 20 до 200 °С. Эти пределы установили не путём

Таблица 2.5

Условия на первобытной Земле

Первичная литосфера
В молекулярной (химической) эволюции только кора Земли сыграла важную роль. Состав коры: Al, Ca, Fe, Mg, Na, K и др. Уровень геологических знаний не позволяет сделать убедительных выводов об изменении состава земной коры во времени.
Первичная гидросфера
На поверхности первичной Земли находилось менее 10% объёма воды современных океанов. Среда первичного океана — слабощелочная (pH = 8—9).
Первичная атмосфера
Первая атмосфера Земли состояла из водорода, который «ушёл» в космическое пространство; вторая (известная как первичная) образовалась из вулканических газов. Было предложено три варианта состава первичной атмосферы: а) восстановительная: CH_4, NH_3, H_2O, H_2 (с высоким содержанием NH_3); б) нейтральная: CH_4, N_2, H_2O; в) слабоокислительная: CO_2, CH_4, NH_3, N_2, H_2O (с низким содержанием NH_3).

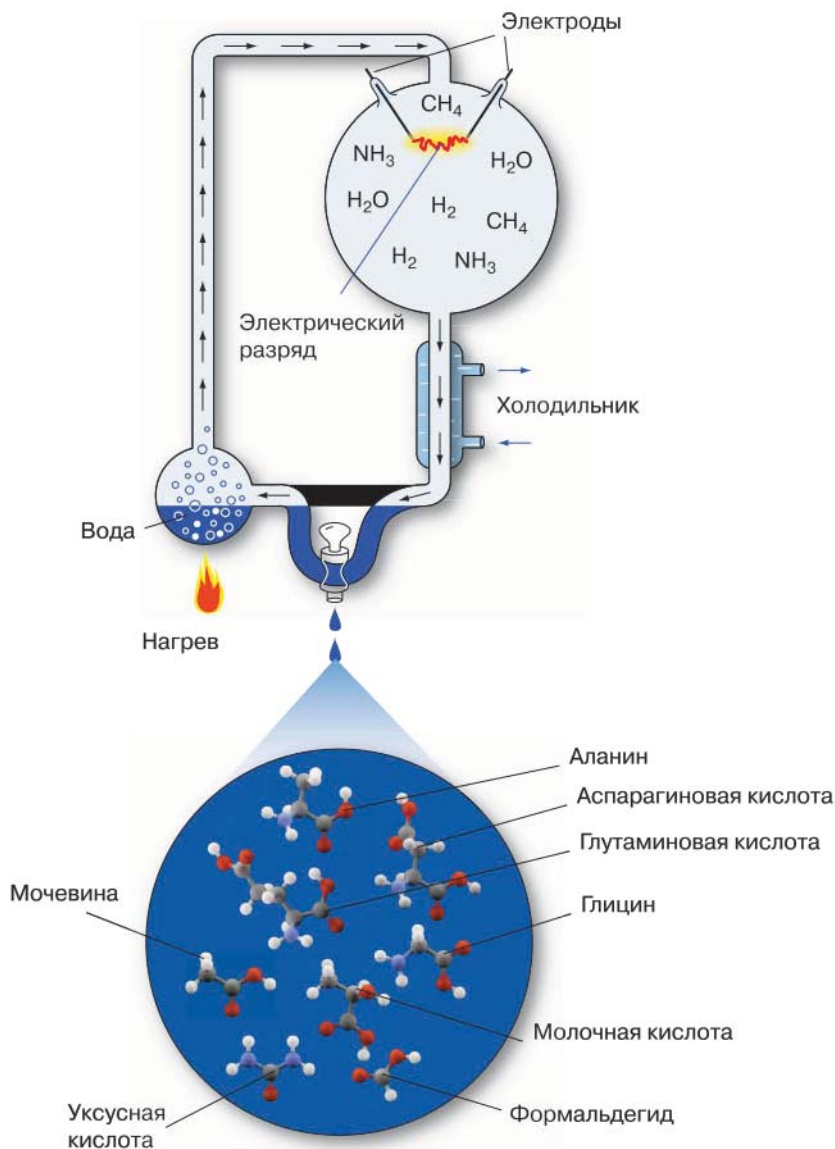


Рис. 2.7. Аппарат С. Миллера (вверху) и органические молекулы, полученные абиогенным путём (внизу)

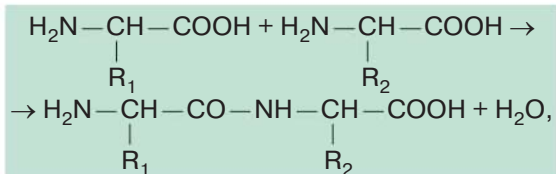
расчётов или экстраполяции некоторых геологических данных, а скорее всего с учётом температурных границ устойчивости органических соединений.

Использование смесей газов, подобных газам первичной атмосферы, различных видов энергии, которые были характерны для нашей планеты 4—4,5 $\times 10^9$ лет тому назад, и учёт климатических, геологических и гидрографических условий того периода позволили во многих научных центрах,

занимающихся изучением возникновения жизни, найти доказательства путей абиотического возникновения таких органических молекул, как альдегиды, нитриты, аминокислоты, моносахариды, пурины, пиримидины, порфирины, нуклеотиды и т. д.

Следующим этапом химической эволюции является возникновение более сложных соединений из простых органических молекул. Поэтому возникновение протобиополимеров представляет собой более сложную проблему. Необходимость их существования во всех живых системах очевидна. Они ответственны за доферментативные процессы (например, гидролиз, декарбоксилирование, аминирование, дезаминирование, перекисное окисление и т. д.), некоторые весьма простые процессы (например, брожение) и другие, более сложные (например, фотохимические реакции, фотофосфорилирование, фотосинтез).

Наличие воды на нашей планете (первичный океан) и необходимость её присутствия во всех живых организмах обусловили термодинамический барьер на пути возникновения протобиополимеров в процессе поликонденсации. Так, для образования пептидной связи, согласно реакции



необходимы затраты энергии 2—4 ккал. Этот термодинамический барьер ещё выше при получении белковых молекул в водных растворах. Следовательно, для синтеза макромолекул из «биомonomеров» требуется привлечение специфических методов удаления воды.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первичная атмосфера Земли состояла преимущественно из водорода и его соединений.
- Земля находится на оптимальном расстоянии от Солнца и получает достаточное количество энергии для поддержания воды в жидком состоянии.
- В атмосфере, а затем и в водных растворах за счёт различных источников энергии возникают небиологическим путём простейшие органические соединения.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Перечислите космические и планетарные факторы возникновения жизни абиогенным путём на нашей планете.
- 2 Какое значение для возникновения органических молекул из неорганических веществ на Земле имел восстановительный характер первичной атмосферы?
- 3 Опишите аппарат и методику проведения опытов С. Миллера и Г. Юри.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие, по вашему мнению, источники энергии преобладали на древней Земле? Как можно объяснить неспецифическое влияние различных источников энергии на процессы образования органических молекул?
- 2 Как Г. Юри и С. Миллеру удалось рассчитать параметры своего эксперимента? Как бы вы подошли к этому вопросу? Из каких предпосылок исходили бы?

2.3. Теории происхождения протобиополимеров

Различные оценки характера среды на первобытной Земле привели к созданию разных условий экспериментов, имевших принципиально единые, но не всегда одинаковые в частностях результаты. Рассмотрим некоторые из важнейших теорий возникновения полимерных структур на нашей планете, лежащих у истоков образования биополимеров — основы жизни.

Термическая теория. Реакции конденсации, которые привели бы к образованию полимеров из низкомолекулярных предшественников, могут осуществляться путём нагревания. По сравнению с другими компонентами живой материи наиболее хорошо изучен синтез полипептидов.

Инициатором синтеза полипептидов термическим путём является американский учёный С. Фокс, который длительное время изучал возможности образования пептидов в условиях, существовавших на первобытной Земле. Если смесь аминокислот нагреть до 180—200 °С при нормальном атмосферном давлении или в инертной среде, то образуются продукты — небольшие олигомеры, в которых мономеры соединены пептидными связями, а также малые количества полипептидов. В случаях, когда исходные смеси аминокислот экспериментаторы обогащали аминокислотами кислого или основного типа, например аспарагиновой и глутаминовой кислотами, доля полипептидов значительно возрастала. Молекулярная масса полимеров, полученных таким путём, может достигать нескольких тысяч дальтон. (Дальтон — единица измерения массы, численно равная массе одного атома углерода: $1,67 \times 10^{-24}$ г, обозначается D.)

Полимеры, полученные термическим путём из аминокислот, — протеиноиды — проявляют многие специфические свойства биополимеров белкового типа. Однако в случае конденсации термическим путём нуклеотидов и моносахаридов, имеющих сложную структуру, образование известных в настоящее время нуклеиновых кислот и полисахаридов представляется маловероятным.

Низкотемпературная теория. Авторы данной теории, румынские учёные К. Симонеску и Ф. Денеш, исходили из несколько иных представлений об условиях абиогенного возникновения простейших органических соединений и их конденсации в полимерные структуры. Ведущее значение в каче-

стве источника энергии авторы придают энергии холодной плазмы. Такое мнение небезосновательно.

Холодная плазма широко распространена в природе. Учёные полагают, что 99% Вселенной находится в состоянии плазмы. Встречается это состояние материи и на современной Земле в виде шаровых молний, полярных сияний, а также наиболее важного типа плазмы — ионосферы.

Вне зависимости от характера энергии на абиотической Земле любой её вид преобразует химические соединения, в особенности органические молекулы, в активные частицы, такие как моно- и полифункциональные свободные радикалы. Однако дальнейшая их эволюция в значительной степени зависит от плотности энергетического потока, который в случае использования холодной плазмы наиболее ярко выражен.

В результате проведения кропотливых и сложных экспериментов с холодной плазмой в качестве источника энергии для абиогенного синтеза протобиополимеров исследователям удалось получить как отдельные мономеры, так и полимерные структуры пептидного типа и липиды.

Коацерватная теория. Автором этой теории является известный отечественный биохимик академик А. И. Опарин (1924). Несколько позже, независимо от него, к аналогичным выводам пришёл английский учёный Дж. Холдейн (1929).

Опарин считал, что переход от химической эволюции к биологической требовал обязательного возникновения индивидуальных фазово-обособленных систем, способных взаимодействовать с окружающей внешней средой, используя её вещества и энергию, и на этой основе способных расти, множиться и подвергаться естественному отбору.

Абиотическое выделение многомолекулярных систем из однородного раствора органических веществ, по-видимому, должно было осуществляться многократно. Оно и сейчас очень широко распространено в природе. Но в условиях современной биосферы можно непосредственно наблюдать только начальные стадии образования таких систем. Их эволюция обычно очень кратковременна в присутствии уничтожающих всё микробов. Поэтому для понимания этой стадии возникновения жизни необходимо искусственно получать фазово-обособленные органические системы в строго контролируемых лабораторных условиях и на сформированных таким образом моделях устанавливать как пути их возможной эволюции в прошлом, так и закономерности этого процесса. При работе с высокомолекулярными органическими соединениями в лабораторных условиях учёные постоянно встречаются с образованием такого рода фазово-обособленных систем. Поэтому можно представить себе пути их возникновения и экспериментально получить в лабораторных условиях разнообразные системы, многие из которых могли бы послужить нам моделями возникавших когда-то на земной поверхности образований. Для примера можно назвать некоторые из них: «пузырьки» Гольдейкра, «микросферы» Фокса, «джейвану» Бахадура, «пробионты» Эгами и многие другие.

Часто при работе с такими искусственными самоизолирующимися из раствора системами особое внимание обращается на их внешнее морфо-

логическое сходство с живыми объектами. Но не в этой плоскости лежит решение вопроса, а в том, чтобы система могла взаимодействовать с внешней средой, используя её вещества и энергию по типу открытых систем, и на этой основе расти и множиться, что характерно для всех живых существ.

Наиболее перспективными в этом отношении моделями могут служить коацерватные капли.

Каждая молекула имеет определённую структурную организацию, т. е. атомы, входящие в её состав, закономерно расположены в пространстве. Вследствие этого в молекуле образуются полюсы с различными зарядами. Например, молекула воды H_2O представляет собой диполь, в котором одна часть молекулы несёт слабый положительный заряд,

а другая — отрицательный (рис. 2.8).



Рис. 2.8. Диполь

Кроме этого, некоторые молекулы (например, соли) в водной среде диссоциируют на ионы. В силу таких особенностей химической организации молекул вокруг них в воде образуются водные «рубашки» из ориентированных определённым образом молекул воды. На примере молекулы $NaCl$ можно заме-

тить, что диполи воды, окружающие ион Na^+ , обращены к нему отрицательными полюсами, а к иону Cl^- — положительными (рис. 2.9, 2.10).

Органические молекулы имеют большую молекулярную массу и сложную пространственную конфигурацию, поэтому они тоже окружены водной оболочкой, толщина которой зависит от величины заряда молекулы, концентрации солей в растворе, температуры и др.

При определённых условиях водная оболочка приобретает чёткие границы и отделяет молекулу от окружающего раствора. Молекулы, окружённые водной оболочкой, могут объединяться, образуя многомолекулярные комплексы — коацерваты (рис. 2.9).

Коацерватные капли возникают также при простом смешивании разнообразных полимеров, как природных, так и искусственно полученных. При этом происходит самосборка (объединение) полимерных молекул в многомолекулярные фазово-обособленные образования — видимые под микроскопом капли (рис. 2.11, 2.12). В них сосредоточивается большинство поли-

мерных молекул, тогда как окружающая среда оказывается почти полностью их лишена.

Капли отделены от окружающей среды резкой границей раздела, но они способны поглощать извне вещества по типу открытых систем.

Путём включения в коацерватные капли различных катализаторов (в том числе и ферментов) можно вызывать ряд реакций, в частности полимеризацию поступающих из внешней среды мономеров. За счёт этого капли могут увеличиваться в объёме и массе, а затем дробиться на дочерние образования.

Например, процессы, протекающие в коацерватной капле, изображены в квадратных

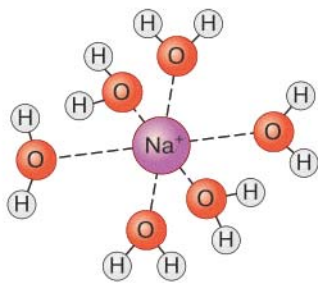


Рис. 2.9. Гидратированный катион натрия

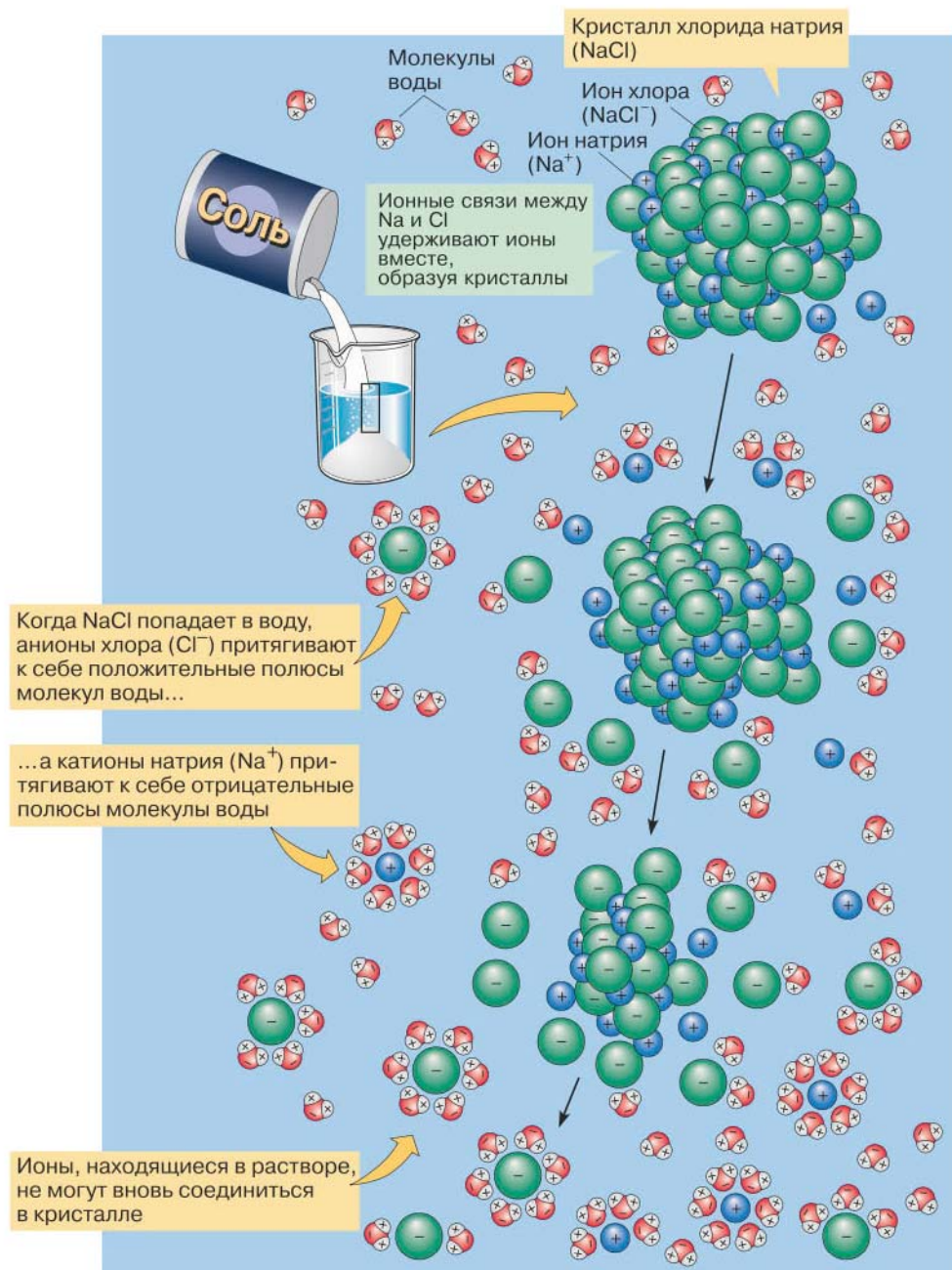


Рис. 2.10. Растворение в воде хлорида натрия и образование гидратированных ионов Na^+ и Cl^-

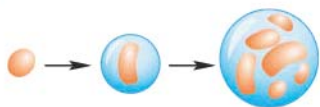


Рис. 2.11. Сборка коацерватов

скобках, а вне их помещены вещества, находящиеся во внешней среде:

глюкозо-1-фосфат →
[глюкозо-1-фосфат → крахмал → мальтоза] → мальтоза.

Коацерватную каплю, образованную из белка и гуммиарабика, погружают в раствор глюкозо-1-фосфата. Глюкозо-1-фосфат начинает входить в каплю и полимеризуется в ней в крахмал при действии катализатора — фосфорилазы. За счёт образовавшегося крахмала капля растёт, что легко может быть установлено как химическим анализом, так и непосредственными микроскопическими измерениями. Если в каплю включить другой катализатор — *b*-амилазу, крахмал распадается до мальтозы, которая выделяется во внешнюю среду.

Таким образом, возникает простейшая форма метаболизма. Вещество входит в каплю, полимеризуется, обуславливая рост системы, а при распаде полимера продукты этого процесса выходят во внешнюю среду, где их ранее не было.

Другая схема иллюстрирует опыт, где полимером является полинуклеотид. Капля, состоящая из белка-гистона и гуммиарабика, окружена раствором АДФ. Поступая в каплю, АДФ полимеризуется под влиянием полимеразы в полиадениловую кислоту, за счёт которой капля растёт, а неорганический фосфат поступает во внешнюю среду:

АДФ → [АДФ → Поли-А + Ф] → Ф.

При этом капля в течение короткого срока увеличивается в объёме более чем в два раза.

Как в случае синтеза крахмала, так и при образовании полиадениловой кислоты в качестве исходных веществ в окружающий раствор вносили богатые энергией (макроэргические) соединения. За счёт энергии этих соединений, поступающих из внешней среды, и происходил синтез полимеров и рост коацерватных капель. В другой серии опытов академика А. И. Опарина и сотрудников было продемонстрировано, что и в самих коацерватных каплях могут протекать реакции, связанные с рассеиванием энергии.

Важно то, что в зависимости от совершенства внутренней организации капель одни из них могут расти быстро, тогда как другие, находясь в той же внешней среде, растут медленно или подвергаются распаду. Таким образом, на модели коацерватных капель А. И. Опарину и его сотрудникам удалось экспериментально наблюдать зачатки естественного отбора — той закономерности, которая в дальнейшем легла в основу всей последующей эволю-



Рис. 2.12. Коацерватные капли, полученные в эксперименте

ции такого рода открытых, фазово-обособленных систем на пути к возникновению жизни.

Белково-коацерватная теория Опарина — одна из первых научных теорий происхождения жизни абиогенным путём. Теория базируется на представлении о том, что всё началось с белков, а также на возможности в определённых условиях спонтанного химического синтеза аминокислот и белковоподобных полимеров — полипептидов — абиогенным путём. Публикация теории стимулировала многочисленные эксперименты в ряде лабораторий мира, показавшие реальность такого синтеза в искусственных условиях. Теория быстро стала общепринятой и очень популярной.

Всё было хорошо продумано и научно обосновано в этой теории, кроме одной проблемы. Если спонтанно, путём случайных безматричных синтезов в коацервате возникали единичные удачные конструкции белковых молекул (например, эффективные катализаторы, обеспечивающие преимущество данному коацервату в росте и размножении), то как они могли копироваться для распространения внутри коацервата, а тем более для передачи коацерватам-потомкам? Теория оказалась неспособной предложить решение проблемы точного воспроизведения внутри коацервата и в поколениях единичных, случайно появившихся эффективных белковых структур.

Теория адсорбции. Основным контраргументом в спорах об абиогенном возникновении полимерных структур является концентрационный барьер и недостаток энергии для конденсации мономеров в разбавленных растворах. И действительно, по некоторым оценкам, концентрация органических молекул в «первичном бульоне» составляла около 1%. Такая концентрация в силу редкости и случайности контактов различных молекул, необходимых для конденсации веществ, не могла обеспечить столь «быстрого» образования разнообразных протобиополимеров, как это имело место на Земле, по оценкам многих учёных. Одно из решений этого вопроса, связанное с преодолением концентрационного барьера, было предложено английским физиком Д. Берналом, считавшим, что концентрирование сильно разбавленных растворов различных органических молекул происходит путём «адсорбции в пресноводных или морских отложениях на поверхности глин».

В результате взаимодействия веществ в процессе адсорбции некоторые связи ослабевают, что приводит к разрушению одних и образованию других химических соединений.

«Чёрные курильщики» и щелочные источники. В последние годы активно рассматриваются ещё два источника возникновения органических молекул абиогенным путём.

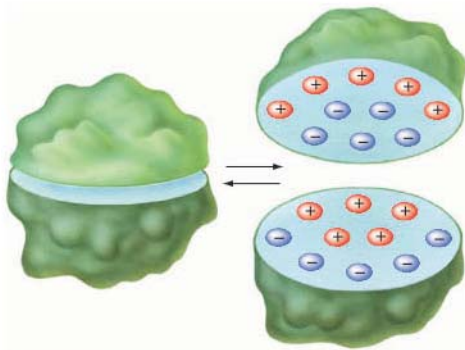


Рис. 2.13. Схема строения коацерватной капли

Гидротермальные источники, известные с середины 80-х и XX в. как «чёрные курильщики» (рис. 2.14), — действующие на дне океанов многочисленные вулканы, приближенные к осевым частям срединно-океанических хребтов. Из них в океаны поступает высокоминерализованная горячая вода под давлением в сотни атмосфер. Представляют собой трубообразные вулканы, достигающие десятки метров в высоту.

Гидротермальные океанические источники выносят растворённые элементы из океанической коры в океаны, изменяя кору и внося весьма значительный вклад в химический состав океанов.

Стенки «чёрных курильщиков» сложены из сульфидов и соединений железа; белые башни щелочных источников — из карбонатных пород; они меньшей высоты и более хрупкие (рис. 2.15). Эти источники отличаются от «чёрных курильщиков» едва ли не по всем параметрам. Они не кислые, а щелочные. Температура их гораздо ниже, чем у «чёрных курильщиков». Обычно они встречаются на некотором расстоянии от срединно-океанических хребтов — источников расплзающегося нового материала морского дна. Кроме того, они образуют не вертикальные чёрные трубы с единственным отверстием наверху, сквозь которое вырываются клубы чёрного дыма, а сложные структуры, испещрённые крошечными полостями, которые надстраиваются за счёт осадка, выпадающего из нагретого щелочного раствора по мере того, как он просачивается в толщу холодной океанской воды. Различия в химическом составе указывают на разное происхождение этих источников. Чёрные, курящиеся конусы разогреваются вулканическим теплом, тогда как энергия белых источников вырабатывается за счёт химической реакции, протекающей между морской водой и оливином — минералом, из которого в ос-



Рис. 2.14. Гидротермальный источник

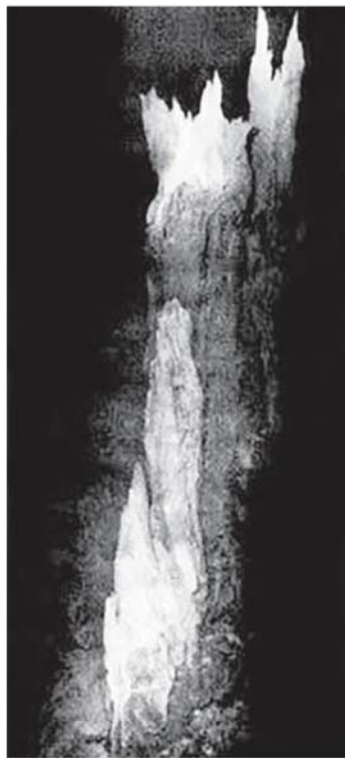


Рис. 2.15. Щелочные гидротермальные источники

новном состоит перидотит. Во время этой реакции оливин превращается в другой минерал — серпентин; при этом выделяются метан, водород и избыточное тепло. Изливающаяся вода разогрета всего до 50—80 градусов. Поэтому в осадок выпадают такие минералы, как кальцит, арагонит и другие, а вот серы и железа почти нет. Серпентин представляет собой мелкопористый минерал, причём размеры полостей соизмеримы с объёмом клеток, изолирующих циклы превращения различных веществ друг от друга (рис. 2.16). С присоединением к циклам превращения веществ развивающихся нуклеиновых кислот система становится способной не только к метаболизму, но и к самовоспроизведению (рис. 2.17).



Рис. 2.16. Серпентин

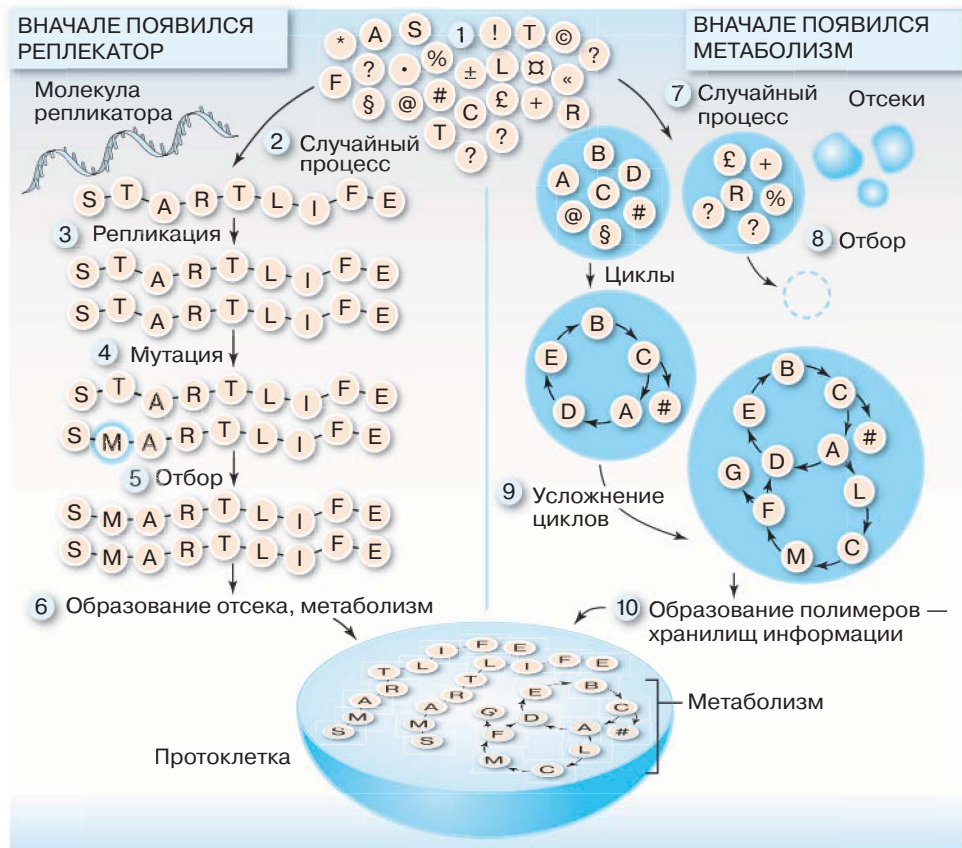


Рис. 2.17. Схема эволюции химических веществ в первобытном океане

Мир РНК как предшественник современной жизни. Накопление знаний о нуклеиновых кислотах, генетическом коде и биосинтезе белков привело к утверждению принципиально новой идеи о том, что жизнь начиналась вовсе не с белков, а с РНК. Нуклеиновые кислоты являются единственным типом биологических полимеров, макромолекулярная структура которых благодаря принципу комплементарности при синтезе новых цепей обеспечивает возможность копирования собственной линейной последовательности мономерных звеньев, другими словами, возможность воспроизведения (репликации) полимера, его микроструктуры. Поэтому только нуклеиновые кислоты, но не белки могут быть генетическим материалом, т. е. воспроизводимыми молекулами, повторяющими свою специфическую микроструктуру из поколения в поколение в относительно неизменном виде.

По-видимому, именно РНК, а не ДНК могла представлять собой первичный генетический материал. Во-первых, в химическом синтезе и в биохимических реакциях рибонуклеотиды предшествуют дезоксирибонуклеотидам: содержащие дезоксирибозу нуклеотиды являются продуктами модификации рибонуклеотидов. Во-вторых, в самых древних и универсальных процессах метаболизма, протекающих в клетках современных организмов, широко представлены именно рибонуклеотиды, а не дезоксирибонуклеотиды, включая основные энергетические носители типа АТФ и др. В-третьих, репликация РНК может происходить без какого бы то ни было участия ДНК, механизм же редупликации ДНК даже в современном живом мире требует обязательного участия РНК-затравки в инициации синтеза полинуклеотидной цепи ДНК. В-четвёртых, РНК, обладая всеми матричными и генетическими функциями, что и ДНК, способна, кроме этого, к выполнению ряда функций, присущих белкам, включая катализ химических реакций.

Таким образом, имеются все основания рассматривать ДНК как более позднее эволюционное приобретение, возникшее как модификация РНК, специализированная для выполнения функции воспроизведения и хранения уникальных копий генов в составе клеточного генома без его непосредственного участия в биосинтезе белков и других молекул.

После того как были открыты каталитически активные РНК, идея первичности РНК в происхождении жизни получила сильнейший стимул к развитию. Американским учёным В. Гилбертом в 1986 г. была сформулирована концепция самодостаточного мира РНК, предшествовавшего современной жизни. Возможная схема возникновения мира РНК представлена на рисунке 2.18.

Абиогенный синтез рибонуклеотидов и их ковалентное объединение в полимеры РНК могли происходить приблизительно в тех же условиях и в той же химической обстановке, что постулировались для образования аминокислот и полипептидов. Позднее было экспериментально показано, что по крайней мере некоторые молекулы РНК в обычной водной среде способны к спонтанной рекомбинации, т. е. обмену отрезками полинуклеотидной цепи. Обмен коротких отрезков цепи на длинные должен приводить к удлинению полирибонуклеотидов (РНК), а сама подобная рекомбинация способствовать структурному многообразию этих молекул. Среди них могли возникать и каталитически активные молекулы РНК — *рибозимы*.

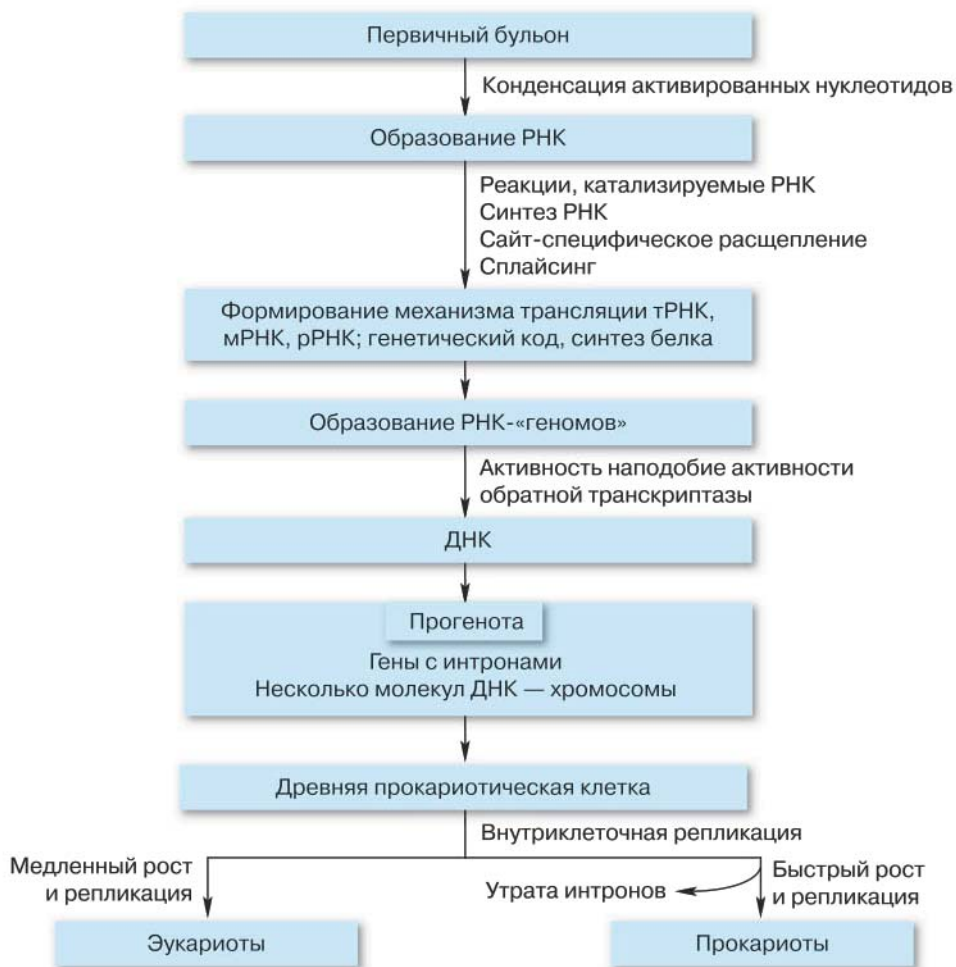


Рис. 2.18. Возможный механизм доклеточной эволюции

Даже крайне редкое появление единичных молекул РНК, которые были способны катализировать полимеризацию рибонуклеотидов или соединение олигонуклеотидов на комплементарной цепи, как на матрице, означало становление механизма репликации РНК. Создавая свои копии, РНК размножались. Неизбежные ошибки в копировании — мутации и рекомбинации в самореплицирующихся популяциях РНК создавали всё большее разнообразие этого мира. Таким образом, предполагаемый древний мир РНК представляет собой самодостаточный биологический мир, в котором молекулы РНК функционировали и как генетический материал, и как энзимоподобные катализаторы.

Возникновение биосинтеза белка. Впоследствии на основе мира РНК должно было происходить становление механизмов биосинтеза белка, по-

явление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, возможно, в форме коацерватов и эволюция этих образований в клеточные структуры.

Проблема перехода от древнего мира РНК к современному белоксинтезирующему миру — наиболее трудная даже для чисто теоретического решения. Возможность абиогенного синтеза полипептидов и белковоподобных веществ не помогает в решении проблемы, так как не просматривается никакого конкретного пути, как этот синтез мог бы быть сопряжён с РНК и попасть под генетический контроль. Генетически контролируемый синтез полипептидов и белков должен был развиваться независимо от первичного абиогенного синтеза, своим путём, на базе уже существовавшего мира РНК. В литературе предложено несколько гипотез происхождения современного механизма биосинтеза белка в мире РНК, но, пожалуй, ни одна из них не может рассматриваться как детально продуманная и безупречная с точки зрения физико-химических возможностей. Одна из наиболее приемлемых гипотез принадлежит академику А. С. Спирину. Она включает два принципиальных момента.

Во-первых, предполагается, что олигорибонуклеотиды, образующиеся абиогенным путём, активно рекомбинировали, приводя к образованию удлинённых цепей РНК и давая начало их многообразию. Именно этим путём среди полинуклеотидов и могли появиться как каталитически активные виды РНК — рибозимы, так и другие виды РНК со специализированными функциями (см. рис. 2.10). Более того, неферментная рекомбинация олигонуклеотидов, комплементарно связывающихся с полинуклеотидной матрицей, могла обеспечить сшивание фрагментов, комплементарных этой матрице, в единую цепь. Именно таким способом, а не катализируемой полимеризацией мононуклеотидов, могло осуществляться первичное копирование (размножение) РНК. Разумеется, если появлялись рибозимы, обладавшие полимеразной активностью, то эффективность (точность, скорость и продуктивность) копирования на комплементарной матрице значительно возрастала.

Второй принципиальный момент состоит в том, что первичный аппарат биосинтеза белка возник на базе нескольких видов специализированных РНК. Этот первичный аппарат включал каталитически активную прорибосомную РНК; набор про-тРНК, специфически связывающих аминокислоты или короткие пептиды; другую прорибосомную РНК, способную взаимодействовать одновременно с каталитической прорибосомной РНК, про-мРНК и про-тРНК (см. рис. 2.10). Такая система уже могла синтезировать полипептидные цепи. Среди прочих каталитически активных белков — первичных ферментов (энзимов) — появились и белки, катализирующие полимеризацию нуклеотидов — репликазы, или полимеразы.

Таким образом, РНК представляется наиболее самодостаточным веществом живой материи. Она принципиально способна выполнять все или почти все функции, которые свойственны белкам, включая формообразование и биохимический катализ, и в то же время может быть полноценным генетическим веществом с его репликативной и кодирующей функциями. Осозна-

ние этих фактов и привело биологов, химиков и геологов к гипотезе о древнем мире РНК, который эволюционно предшествовал нашей нынешней ДНК-РНК-белковой жизни. В мире РНК не было ни белков, ни ДНК, а лишь ансамбли различных молекул РНК, выполняющих разные вышеперечисленные функции. Это были, скорее всего, *бесклеточные системы*. В начале XXI в. у нас в стране была экспериментально показана способность молекул РНК формировать молекулярные колонии на гелях или других твёрдых средах. Смешанные колонии РНК на твёрдых или полутвёрдых поверхностях могли быть первыми эволюционирующими бесклеточными комплексами, где одни молекулы выполняли генетические функции, а другие формировали необходимые для успешного существования структуры (например, адсорбировавшие нужные вещества из окружающей среды) или были рибозимами, ответственными за синтез РНК. Такая бесклеточная система создавала условия для очень быстрой эволюции: колонии РНК не были отгорожены от внешней среды и могли легко обмениваться своими молекулами. Лёгкое распространение молекул РНК через среду, в том числе атмосферную, также было продемонстрировано в прямых экспериментах.

Именно такие условия были необходимы для возникновения Универсального Предшественника живых существ на Земле: высокий уровень мутаций (ошибок репликации) из-за примитивности и несовершенства механизмов репликации генетического материала, свободный обмен генетическим материалом между предшественниками клеток — протоклетками — и «общественный» характер существования этих предшественников, когда любые продукты одних становились достоянием всех.

По мнению А. С. Спирина, эта коммунальная форма существования мира РНК — своего рода Солярис — должна была очень быстро эволюционировать. Во всяком случае, весь путь эволюции до индивидуальных организмов с клеточной структурой, ДНК и современным аппаратом белкового синтеза был пройден, по-видимому, менее чем за 500 млн лет. Совершенствование колоний РНК за счёт естественного отбора должно было происходить в направлении как улучшения каталитических механизмов, так и увеличения точности репликации и наследования. Колонии РНК, «научившиеся» делать белковые катализаторы, приобретали громадное преимущество перед другими в скорости и качестве катализируемых реакций и потому быстро вытесняли «неумелых» как за счёт конкуренции, так и за счёт передачи им этой способности. На базе РНК появлялся и совершенствовался аппарат белкового синтеза, а ввиду пандемического характера мира РНК вырабатывался универсальный генетический код.

Однако кодируемый синтез белков требовал повышенной точности репликации генетического материала и упорядочивания продукции разных белков. Это привело к необходимости дифференциации части РНК (генетической РНК) и её модификации в ДНК, обладающей способностью к более точному копированию, а также существенно большей химической стабильностью, чем РНК. Наконец, эффективность и устойчивость таких систем могли быть значительно повышены за счёт их обособления от окружающей среды, и они окружаются мембранами белково-липидной природы. Такой

мир распадается на индивидуальные, но высокоэффективные ячейки — клетки, особи, организмы, и начинается их собственная эволюция. Из коммунального Универсального Предшественника выходят две основные ветви микроорганизмов — бактерии (эубактерии) и археи (архебактерии), формируются их клеточные сообщества на основе взаимодействия метаболизма участников. Позже их симбиотические отношения приводят к появлению эукариотических организмов.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Органические вещества по отношению к воде подразделяются на две крупные группы: гидрофобные и гидрофильные молекулы.
- В водных растворах гидрофильные молекулы диссоциируют, образуя заряженные частицы.
- Крупные органические молекулы, обладающие зарядом, либо связываются с субстратом, либо взаимодействуют друг с другом, в результате чего формируются коацерваты.
- Рибонуклеиновые кислоты обладают способностью к специфическому катализу, самовоспроизведению и другим формам матричного синтеза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое коацервация, коацерват?
- 2 На каких модельных системах можно продемонстрировать образование коацерватных капель в растворе?
- 3 Какие возможности для преодоления низких концентраций органических веществ существовали в водах первичного океана?
- 4 В чём заключаются преимущества для взаимодействия органических молекул в зонах высоких концентраций веществ?
- 5 Что собой представляет мир РНК и каково его значение для начальных этапов эволюции жизни на Земле?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Предположите, могут ли в современных земных условиях образовываться небиологическим путём органические молекулы; коацерваты. Обоснуйте свою точку зрения.
- 2 Как, по вашему мнению, происходило становление системы синтеза белков у протобионтов?
- 3 Каковы перспективы эволюции коацерватов, полученных экспериментальным путём, в окружающей среде?



2.4. Эволюция протобионтов

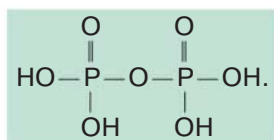
Анализируя описанные гипотезы, можно прийти к заключению, что развитие системы взаимодействия органических «автоматов» добиологической природы происходило различными способами и продолжалось длительное время. Однако главными направлениями эволюции, приведшей к возникновению биологических систем, следует считать ряд событий, среди которых были эволюция протобионтов, возникновение каталитической активности белков, появление генетического кода и способов преобразования энергии и хемосинтез.

2.4.1. Возникновение энергетических систем

В условиях Земли основной механизм, с помощью которого малые органические молекулы можно сделать реакционно способными в водном растворе, заключается в соединении этих молекул с различными формами фосфата.

При переносе фосфатной группы энергия высвобождается или поглощается, поэтому в биологических системах благодаря таким переносам энергия запасается и затем используется в реакциях конденсации или в обмене веществ. В настоящее время высокоэнергетические — макроэргические связи, образуемые между фосфатами и органическими соединениями, обеспечивают протекание всех биологических реакций. Не исключено, что это справедливо и для протоклеток.

Очень многие малые органические биомолекулы способны легко вступать почти во все реакции в присутствии больших количеств воды только в том случае, когда они активированы фосфатом. Следовательно, синтез полимеров и в протоклетках обеспечивали активированные фосфатом промежуточные соединения. Реакции конденсации с отщеплением воды несвойственны современным биохимическим процессам, а реакции с переносом фосфата и сейчас, и ранее составляли единственный путь конденсации мономеров. Для проведения реакций переноса фосфата требуется источник высокоэнергетического фосфата, простейшей формой которого является пиродифосфат:



Эта молекула неустойчива в водном растворе, поэтому протоклетке был доступен лишь растворённый неорганический фосфат. В ходе эволюции отбирались более длинные полипептидные цепочки, обладающие способностью ускорять течение определённой химической реакции, т. е. взаимодействующие с конкретным субстратом. Откуда же мог взяться необходимый для реакции пиродифосфат? Вероятно, фотосинтетическое образование пиродифосфата было одним из важных свойств первичного метабо-

лизма протоклеток. Современные фотосинтезирующие клетки образуют в качестве аккумулятора энергии аденозинтрифосфат из аденозиндифосфата. Этот процесс гораздо более эффективен, чем механизм образования пирофосфата, предложенный для протоклеток, но схема его по существу та же. Замена реакций конденсации с отщеплением воды на реакции с переносом фосфата, составляющие основу биохимических процессов у всех ныне существующих организмов, началась с первой протоклеткой.

2.4.2. Образование полимеров

Создание правдоподобной модели протоклеток, возникавших в ранний период в неустойчивых мелких водоёмах, представляется возможным. Но эти протоклетки весьма далеки от того, что мы называли бы клеткой, поскольку они не имеют ни генетического аппарата, ни аппарата, синтезирующего белки, и, следовательно, всех остальных, необходимых для жизнедеятельности, молекул. Любой нерегулярный полимер, синтезированный в протоклетке, в лучшем случае мог бы передаваться от одной клетки другой в какой-то одной линии потомства и в конце концов подвергся бы распаду. Ещё английский биохимик Фокс в середине XX в. показал, что произвольно организованные полипептидные молекулы обладают неспецифической каталитической активностью благодаря наличию на их поверхности многочисленных и разнообразных зарядов. В силу этого протобионты, обладающие разнообразными молекулами РНК и пептидами, оказывались в более благоприятном положении, так как имели больше возможностей по преобразованию молекул, поступающих из окружающей среды. При этом чем более активной оказывалась молекула белка как катализатор, тем больше пользы она приносила её обладателю. По-видимому, в это же время происходило становление генетического кода, т. е. такой организации РНК, а затем и ДНК, при которой последовательность нуклеотидов в них стала нести информацию о наиболее удачных, в смысле каталитической активности, молекулах белка. Реализация этой информации дала существенные преимущества таким протоклеткам в процессах отбора на устойчивость молекул и, следовательно, процессов, в которых они участвовали, т. е. химической эволюции.

2.4.3. Эволюция метаболизма

С появлением примитивного генетического аппарата обладавшие им протоклетки смогли передавать всем своим потомкам способность синтезировать специфические полипептиды. Образующиеся из них линии потомков давали семейства родственных протоклеток с наследуемыми свойствами, которые подвергались естественному отбору.

Обладающие наследственным материалом протоклетки могли довольно быстро развить способность к синтезу крупных белков, имеющих множество различных функций.

После того как в состав примитивной клетки стали входить большие молекулы, обладающие разнообразными функциональными возможностями, стало возможным говорить о её биологической природе.

Как предполагают учёные, в это время на ранних этапах формирования метаболических циклов внешняя среда представляла собой постоянный источник всех необходимых малых молекул, а в результате фотосинтетического преобразования энергии солнечного излучения в химическую энергию стало возможным её использование для образования в среде пиррофосфата (рис. 2.19). После заселения первобытной среды первичными клетками она изменялась. Некоторые низкомолекулярные питательные вещества использовались быстрее, чем внешняя среда могла их поставлять. Начинало сильно сказываться давление отбора, благодаря которому преимущества приобретали те клетки, которые оказались способны модифицировать гомологичные соединения, родственные недостающим, превращая их в необходимые клетке молекулы.

В целом этап превращения веществ в ходе метаболизма представляет собой ряд стадий, осуществляемых посредством ферментов, на каждой из которых молекула слегка видоизменяется до тех пор, пока не образуется необходимое соединение.

Все биологические системы используют одинаковые пути биохимических превращений — одинаковые пути метаболизма сахаров, синтеза аминокислот, синтеза и распада жиров и т. д. Существующую универсальность метаболических путей можно объяснить двояко. Во-первых, все современные живые существа могут являться потомками исходной предковой популяции первичных клеток. Во-вторых, каждый метаболический путь в современных биохимических процессах может представлять собой результат эволюции клетки в направлении максимального использования единственно пригодных для этого молекул.

По мере развития в процессе эволюции метаболических путей со всё возрастающей скоростью возникают новые экологические ниши.

В водоёмах на глубине уже нескольких метров значительная часть ультрафиолета поглощается водой, тогда как видимый свет проникает на большую глубину. Можно представить себе интенсивный отбор организмов, проходивший в тот ранний период в отношении использования видимого солнечного света. Для такого отбора существенным было наличие в организме хлорофилла и ферментной транспортной системы электронов.

В более выгодном положении оказались организмы, приобретшие способность использовать энергию света для синтеза органических веществ из неорганических. Таким образом возник фотосинтез. Это привело к появлению принципиально нового источника питания. Так, современные анаэробные серные пурпурные бактерии на свету окисляют сероводород до сульфатов. Высвобождающийся в результате реакции водород используется для восстановления диоксида углерода до углеводов с образованием воды. Источником (донором) водорода могут быть и органические соединения. Так появился автотрофный способ питания и автотрофные организмы.

Кислород в процессе фотосинтеза такого типа не выделяется. Фотосинтез развился у анаэробных бактерий на очень раннем этапе истории жизни. Фотосинтезирующие бактерии долгое время существовали в бескислородной среде.

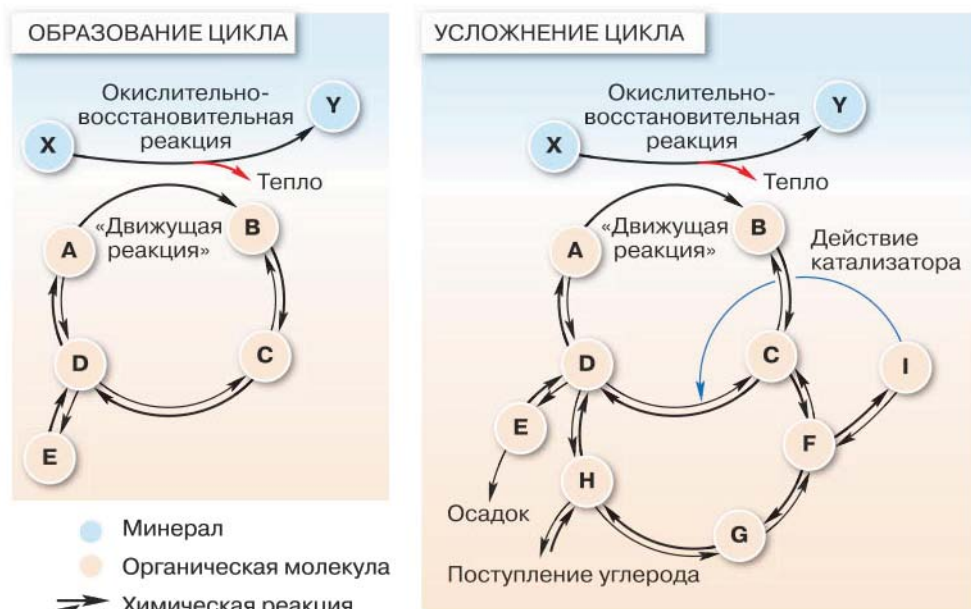


Рис. 2.19. Метаболические циклы

Следующим шагом эволюции было приобретение фотосинтезирующими организмами способности использовать воду в качестве источника водорода. Автотрофное усвоение CO_2 такими организмами сопровождалось выделением O_2 . Первыми фотосинтезирующими организмами, выделяющими в атмосферу O_2 , были цианобактерии (цианеи).

Как только появились фотосинтезирующие организмы, использующие видимый свет и воду, в качестве побочного продукта фотосинтеза в атмосферу стал высвобождаться молекулярный кислород. Со временем биологическая продукция кислорода определила его расходование в геологических циклах. Около 2250 млн лет назад в верхних слоях Земли появился озоновый экран, не пропускающий коротковолновое ультрафиолетовое излучение.

В присутствии свободного кислорода возникает возможность энергетически более выгодного кислородного типа обмена веществ. Это способствует появлению аэробных бактерий.

Таким образом, два фактора, обусловленные образованием на Земле свободного кислорода, вызвали к жизни многочисленные новые формы организмов и более широкое использование ими окружающей среды.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Протобионты формировались в тёплых мелких водоёмах, где в полосе прибоя происходило активное перемешивание раствора, содержащего органические молекулы.

- Первыми аккумуляторами энергии могли стать молекулы пирофосфата.
- Белки со случайной последовательностью аминокислот обладают слабой неспецифической каталитической активностью.
- Небольшие цепочки РНК так же, как и белки, способны катализировать биохимические превращения.
- Разнообразные молекулы РНК способны обмениваться отдельными участками молекул (рекомбинация).

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Каким образом в водах первичного океана могли распределяться органические молекулы, имеющие гидрофильные и гидрофобные свойства?
- 2 Назовите механизм разделения раствора на фазы с высокой и низкой концентрацией молекул.
- 3 Что такое коацерватные капли?
- 4 Как происходил отбор коацерватов в «первичном бульоне»?
- 5 Каково значение РНК для метаболизма протоклеток и первых клеточных форм?



2.5. Начальные этапы биологической эволюции

Первыми и наиболее важными событиями биологической эволюции после возникновения фотосинтеза и аэробного типа обмена следует считать появление эукариот и многоклеточности.

В результате взаимополезного сожительства — симбиогенеза — различных прокариотических клеток возникли ядерные, или эукариотические, организмы. Сущность *гипотезы симбиогенеза* заключается в следующем. Основной «базой» для симбиоза была, по-видимому, гетеротрофная амёбоподобная клетка. Пищей ей служили более мелкие клетки. Одним из объектов питания такой клетки могли стать дышащие кислородом аэробные бактерии, способные функционировать и внутри клетки-хозяина, производя энергию. Те крупные амёбовидные клетки, в теле которых аэробные бактерии оставались невредимыми, оказались в более выгодном положении, чем клетки, продолжавшие получать энергию анаэробным путём — брожением. В дальнейшем бактерии-симбионты превратились в митохондрии, передав значительную часть своих генов хозяину. Когда к поверхности клетки-хозяина прикрепилась вторая группа симбионтов — жгутикоподобных бактерий, сходных с современными спирохетами, возникли жгутики и реснички. В результате подвижность и способность к нахождению пищи такого организма резко возросли. Так возникли примитивные животные клетки — предшественники ныне живущих жгутиковых простейших.

Подвижные эукариоты, образовавшиеся путём симбиоза с фотосинтезирующими организмами (возможно, цианобактериями), дали начало водорослям, или растениям, также поделившись с ними генами. Очень важно то обстоятельство, что строение пигментного комплекса у фотосинтезирующих анаэробных бактерий поразительно сходно с пигментами зелёных растений. Такое сходство не случайно и указывает на возможность эволюционного преобразования фотосинтезирующего аппарата анаэробных бактерий в аналогичный аппарат пластид зелёных растений. Изложенная гипотеза о возникновении эукариотических клеток через ряд последовательных симбиозов хорошо обоснована, и её приняли многие учёные. Во-первых, одноклеточные водоросли и сейчас легко вступают в союз с животными-эукариотами. Например, в теле инфузории туфельки может обитать водоросль хлорелла. Во-вторых, некоторые органоиды клетки, такие как митохондрии и пластиды, по строению своей ДНК удивительно похожи на прокариотические клетки — бактерии и цианобактерии. Кроме этого, обнаружена очень большая степень сходства в организации наследственного аппарата прокариотических клеток и кольцевых молекул ДНК, входящих в состав митохондрий и пластид, а также значительное количество прокариотических генов в хромосомах эукариот.

Возможности эукариот по использованию среды ещё больше. Связано это с тем, что организмы, обладающие ядром, имеют диплоидный набор всех наследственных задатков — генов, т. е. каждый из них представлен в двух вариантах. Появление двойного набора генов сделало возможным обмен копиями генов между разными организмами, принадлежащими к одному виду, — появился половой процесс. На рубеже архейской и протерозойской эр половой процесс привёл к значительному увеличению разнообразия живых организмов благодаря созданию новых многочисленных комбинаций генов. Одноклеточные организмы быстро распространились на планете.

Однако их возможности в освоении среды обитания ограничены. Одноклеточные организмы не могут расти беспредельно. Объясняется это тем, что дыхание простейших организмов осуществляется через поверхность тела. При увеличении размеров клетки одноклеточного организма площадь его поверхности возрастает пропорционально квадрату радиуса, а объём — кубу радиуса. Таким образом, чем больше клетка, тем меньше приходится площади наружной цитоплазматической мембраны на единицу её объёма. Биологическая мембрана, окружающая клетку, оказывается неспособной обеспечить потребности в кислороде и пище слишком большого организма. Кроме того, она не обладает достаточной прочностью, чтобы удерживать большой объём цитоплазмы. Иной эволюционный путь возник позже, около 2,6 млрд лет назад, когда появились организмы с более широкими эволюционными возможностями — многоклеточные организмы.

Первая попытка разрешения вопроса о происхождении многоклеточных организмов принадлежит немецкому биологу Э. Геккелю (1874). В построении своей гипотезы он исходил из исследований эмбрионального развития ланцетника, проведённых к тому времени А. О. Ковалевским и другими зоологами. Основываясь на биогенетическом законе, Э. Геккель полагал, что каждая стадия онтогенеза повторяет какую-то стадию, пройденную предками данного вида во время филогенетического развития. По его представле-

ниям, стадия зиготы соответствует одноклеточным предкам, а стадия бластулы — шарообразной колонии жгутиковых. В дальнейшем в соответствии с этой гипотезой произошло впячивание (инвагинация) одной из сторон шарообразной колонии, как при гастрюляции у ланцетника, и образовался гипотетический двухслойный организм, названный Геккелем *гастреей*, поскольку он похож на гастролу.

Представления Э. Геккеля получили название *теории гастреи*. Несмотря на механистичность рассуждений Геккеля, отождествлявшего стадии онтогенеза со стадиями эволюции органического мира, теория гастреи сыграла важную роль в истории науки, так как способствовала утверждению монофилетических (развитие из одного корня) представлений о происхождении многоклеточных.

Основу современных представлений о возникновении многоклеточных организмов составляет *гипотеза фагоцителлы*, выдвинутая И. И. Мечниковым (1886). По предположению учёного, многоклеточные произошли от колониальных простейших — жгутиковых. Пример такой организации — ныне существующие колониальные жгутиковые типа вольвокса (рис. 2.20).

Среди клеток колонии выделяются локомоторные, снабжённые жгутиками; питающие, фагоцитирующие добычу и уносящие её внутрь колонии; половые, функцией которых является размножение. Первичным способом питания таких примитивных колоний был фагоцитоз. Клетки, захватившие добычу, перемещались внутрь колонии. Затем из них образовалась ткань — энтодерма, выполняющая пищеварительную функцию. Клетки, оставшиеся снаружи, выполняли функцию защиты, движения и восприятия внешних раздражений. Из подобных клеток развивалась покровная ткань — эктодерма. Часть клеток специализировалась на выполнении функции размножения, они стали половыми клетками. Так колония превратилась в примитивный, но целостный многоклеточный организм. По современным представлениям,

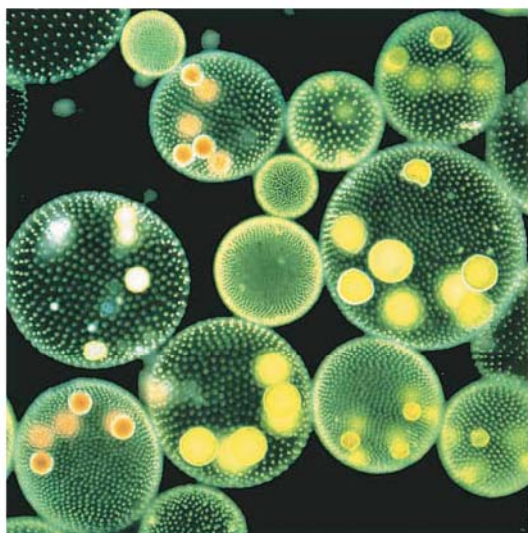


Рис. 2.20. Вольвокс — колониальный организм, для которого характерна временная специализация клеток

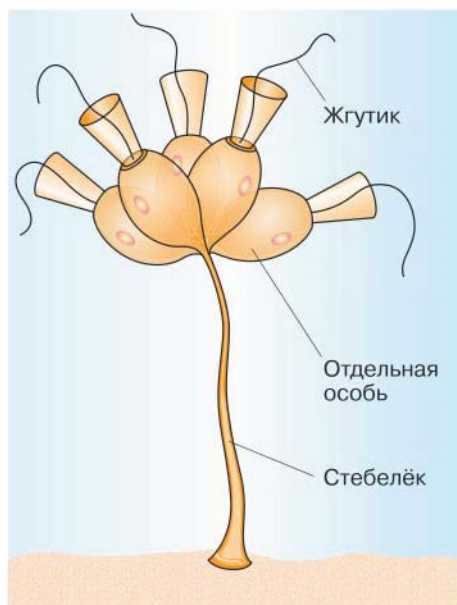


Рис. 2.21. Колониальные
воротничковые жгутиковые

предками многоклеточных организмов были колониальные воротничковые жгутиковые (рис. 2.21).

Подтверждением гипотезы фагоцителлы служит строение примитивного многоклеточного организма — трихоплакса. Русский учёный А. В. Иванов установил, что трихоплакс по своему строению соответствует гипотетическому существу — фагоцителле и должен быть выделен в особый тип животных — фагоцителлоподобных, занимающих промежуточное положение между многоклеточными и одноклеточными организмами.

Потребность в увеличении скорости передвижения, необходимого для захвата пищи, благоприятствовала дальнейшей дифференцировке и привела к увеличению многообразия форм живого.

На схеме (рис. 2.22) изображены основные этапы химической и биологической эволюции.

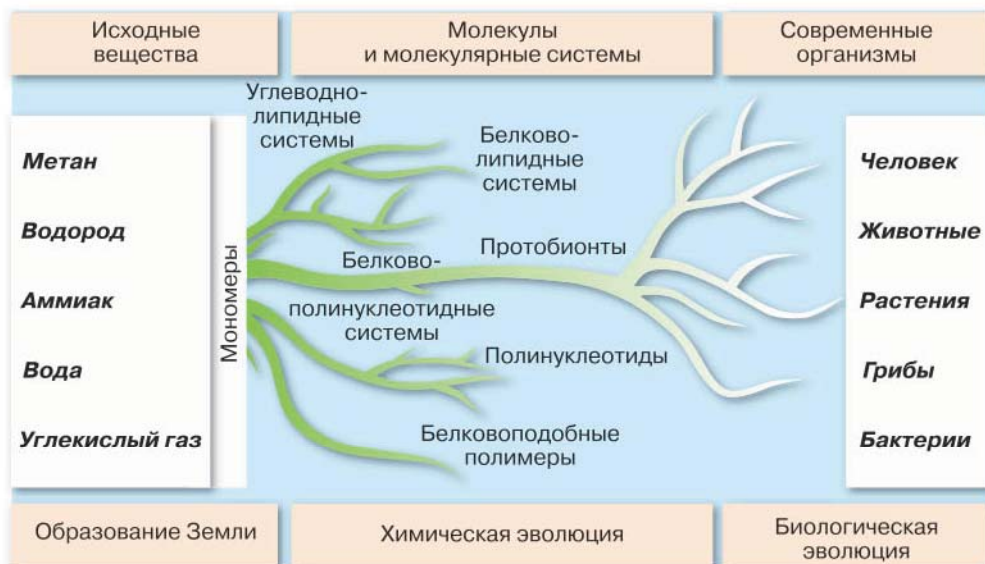


Рис. 2.22. Схема перехода химической эволюции в биологическую

Таким образом, возникновение жизни на Земле носит закономерный характер, и её появление связано с длительным процессом химической эволюции, происходившей на нашей планете. Формирование структуры, отграничивающей организм от окружающей среды, — мембраны с присущими ей свойствами — способствовало появлению живых организмов и ознаменовало начало биологической эволюции. Как простейшие живые организмы, возникшие более 3 млрд лет назад, так и более сложно устроенные в основе своей структурной организации имеют клетку.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первыми живыми организмами на нашей планете были гетеротрофные прокариотические организмы.
- Истощение органических запасов первичного океана вызвало появление автотрофного типа питания, в частности фотосинтеза.
- Появление эукариотических организмов сопровождалось возникновением диплоидности и появлением ограниченного оболочкой ядра.
- Симбиотическое происхождение эукариот подтверждается сходством генетического аппарата прокариот и кольцевых молекул ДНК митохондрий и пластид эукариотических клеток.
- На рубеже архейской и протерозойской эры произошли первые многоклеточные. В основе их происхождения лежат представления о специализации клеток колониальных одноклеточных организмов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 В чём заключается сущность гипотезы возникновения эукариот путём симбиогенеза?
- 2 Какими способами первые эукариотические клетки получали энергию, необходимую для процессов жизнедеятельности?
- 3 У каких организмов впервые в процессе эволюции появился половой процесс?
- 4 Опишите сущность гипотезы И. И. Мечникова о возникновении многоклеточных организмов.
- 5 Каковы пути эволюции фагоцителлоподобных многоклеточных с позиции А. В. Иванова?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие ограничения накладывает одноклеточность на эволюцию живых организмов?
- 2 В чём вы видите недостатки гипотезы Э. Геккеля о возникновении многоклеточных организмов? Расскажите о научном значении представлений этого учёного.
- 3 Как вы думаете, каким образом происходило формирование специфической каталитической активности белков у протобионтов?

Обзор пройденного материала главы 2

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Биологическая эволюция представляет собой закономерный этап в развитии материи в целом.

Космическими и планетарными предпосылками возникновения жизни являются размеры планеты, расстояние от Солнца, позволяющие получать достаточное количество энергии от звезды для поддержания воды в жидком состоянии, круговая орбита планеты, обеспечившая равномерный и постоянный прогрев всей поверхности и постоянство излучения звезды.

Восстановительный характер атмосферы на первобытной Земле рассматривают как химическую предпосылку возникновения жизни на нашей планете.

Абиогенным путём из компонентов первичной атмосферы и литосферы Земли под действием энергии грозových разрядов, мощного жёсткого ультрафиолетового излучения Солнца, термической энергии повсеместных извержений вулканов и т. д. могли возникать разнообразные простейшие органические молекулы, а также мономеры биологических полимеров нуклеиновых кислот и белков.

В водных растворах в более мягких условиях в результате взаимодействия малых органических молекул образовывались более сложные соединения — небольшие цепочки РНК и белков. На основе простых и более сложных органических молекул формировались циклы взаимодействия веществ (гиперциклы). РНК дали начало самокопирующимся системам — генераторам.

Коацерваты представляют собой фазовообособленные многомолекулярные комплексы, окружённые общей водной оболочкой.

Коацерватные капли обладают способностью к избирательному поглощению веществ из окружающей среды и простейшим реакциям обмена веществ.

В процессе формирования внутренней среды коацерватов протекающие в них процессы синтеза обусловили усложнение реакций преобразования веществ и появление молекул, ставших впоследствии компонентами мембран. В выделенной среде коацервата, по-видимому, происходил переход от неспецифических катализаторов к специфическим катализаторам белковой природы.

Важнейшим событием добиологической эволюции является возникновение генетического кода в виде последовательности кодонов РНК, а затем и ДНК, которая оказалась способной сохранять информацию о наиболее удачных комбинациях аминокислот в белковых молекулах.

Появление клеточных форм ознаменовало начало биологической эволюции, первые этапы которой характеризовались появлением эукариотических организмов, полового размножения и возникновением первых многоклеточных организмов.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

В настоящее время работа биологов приобретает огромное практическое значение для медицины, сельского хозяйства, промышленности, разумного использования природных ресурсов и охраны природы. Деятельность биологов включает: рассмотрение проблем совершенствования агротехники и зоотехники; изучение физических и физико-химических явлений в живых организмах, влияния различных физических факторов на живые системы (биофизики); проведение биохимических исследований, позволяющих полнее использовать получаемые вещества растительного и животного происхождения, а также их лабораторного и промышленного синтеза (биохимики); подготовку и постановку биологических исследований.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Каким образом могла быть преодолена низкая концентрация органических молекул в водах первичного океана?
2. В чём заключаются принципы естественного отбора коацерватов в условиях ранней Земли?
3. Как, по вашему мнению, произошло объединение способности нуклеиновых кислот к самовоспроизведению и возможности белков к осуществлению каталитической активности?
4. Какие крупные эволюционные преобразования сопровождали первые шаги биологической эволюции?
5. В чём, по вашему мнению, заключаются преимущества многоклеточных организмов?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как, по вашему мнению, можно использовать реакции ядерного синтеза в народном хозяйстве?
2. Опишите аппарат, при помощи которого С. Миллеру и Г. Юри удалось доказать справедливость представлений А. И. Опарина об абиогенном синтезе органических соединений в условиях древней Земли.

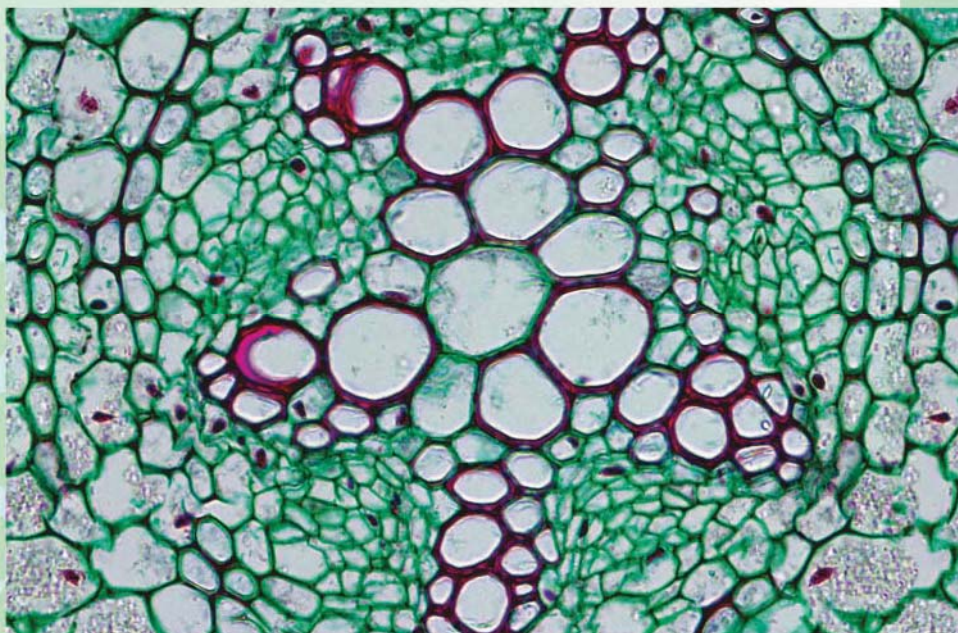
3. Предложите способ экспериментального получения искусственных мембранных или мембраноподобных структур в условиях школьной химической лаборатории.

ЗАДАНИЯ

- 1.** Познакомьтесь по учебникам физики с источниками энергии, обеспечившими образование органических молекул на Земле, а также с методами определения возраста пород и органических остатков.
- 2.** Из курса астрономии вспомните, как формировалась Солнечная система и какие процессы сопровождали образование планеты Земля.
- 3.** По учебникам химии повторите строение и функции органических молекул, в частности белков и нуклеиновых кислот.

Учение о клетке

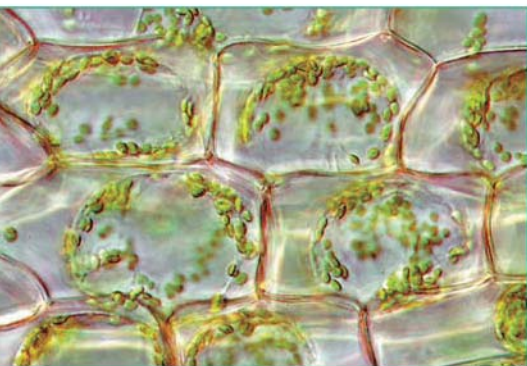
В предыдущих главах речь шла об основных свойствах живого и о том, как возникли живые организмы на нашей планете. Было показано, что начало биологической эволюции связано с появлением на Земле клеточных форм жизни. Множество простейших и микроорганизмов представляют собой существующие отдельно друг от друга клетки. Тело всех многоклеточных — животных и растений — построено из большего или меньшего числа клеток, которые являются своего рода блоками, составляющими сложный организм. Независимо от того, представляет собой клетка целостную живую систему или её часть, она наделена набором признаков и свойств, общих для всех клеток. Рассмотрим подробнее общие черты химического состава, структуру и особенности жизнедеятельности элементарной единицы строения живых организмов — клетки.



Химическая организация клетки

Проблема природы жизни — это проблема первичной организации материи в живых объектах.

В. А. Энгельгардт



В состав клетки входит около 70 химических элементов Периодической системы Д. И. Менделеева, встречающихся и в неживой природе. Это одно из доказательств общности живой и неживой природы. Однако соотношение химических элементов, их вклад в образование веществ, составляющих живой организм, и в какой-либо объект неживой природы резко различаются.

Ранее говорилось о характерных особенностях химической организации живого. В зависимости от того, в каком количестве входят химические элементы в состав веществ, образующих живой организм, принято выделять несколько групп атомов. Первую группу (около 98% массы клетки) образуют четыре элемента: водород, кислород, углерод и азот. Их называют *макроэлементами*. Это главные компоненты всех органических соединений. Вместе с двумя элементами второй группы — серой и фосфором, являющимися необходимыми составными частями молекул биологических полимеров (от греч. *polys* — много и *meros* — часть) — белков и нуклеиновых кислот, их часто называют *биоэлементами*.

В меньших количествах (1,8%) в состав клетки, кроме упомянутых фосфора и серы, входят ещё 6 элементов: калий и натрий, кальций и магний, железо и хлор. Каждый из них выполняет важную функцию в клетке. Например, Na, K и Cl обеспечивают проницаемость клеточных мембран для различных веществ и проведение импульса по нервному волокну. Ca и P участвуют в формировании межклеточного вещества костной ткани, определяя прочность кости. Кроме того, Ca — один из факторов, от которых зависит нормальная свёртываемость крови. Железо входит в состав гемоглобина —

белка эритроцитов, участвующего в переносе кислорода от лёгких к тканям. Наконец, Mg в клетках растений включён в хлорофилл — пигмент, обуславливающий фотосинтез. У животных он входит в состав биологических катализаторов — ферментов, участвующих в биохимических превращениях.

Все остальные элементы, содержащиеся в клетке в очень малых количествах, составляют третью группу. Это цинк, медь, иод, фтор и др. Общий их вклад в массу клетки всего 0,02%, поэтому их называют *микроэлементами*. Однако это не означает, что они меньше нужны организму, чем другие элементы. Микроэлементы также важны для живого организма, но включены в его состав в меньших количествах. Цинк, например, входит в молекулу гормона поджелудочной железы — инсулина, который участвует в регуляции обмена углеводов, а иод — необходимый компонент тироксина — гормона щитовидной железы, регулирующего интенсивность обмена веществ всего организма в целом и его рост в процессе развития.

Все перечисленные химические элементы участвуют в построении организма в виде ионов либо в составе тех или иных соединений — молекул неорганических и органических веществ.



3.1. Неорганические вещества, входящие в состав клетки

3.1.1. Вода

Самое распространённое неорганическое соединение в организмах — вода. Её содержание колеблется в широких пределах: в клетках эмали зубов воды около 10%, а в клетках развивающегося зародыша — более 90%. В среднем в многоклеточном организме вода составляет 65—70% массы тела.

Роль воды в клетке очень велика. Её функции во многом определяются химической природой. Дипольный характер строения молекул обуславливает способность воды активно вступать во взаимодействие с различными веществами. Её молекулы вызывают диссоциацию ряда водорастворимых веществ на катионы и анионы. В результате этого ионы быстро вступают в химические реакции. Большинство химических реакций представляет собой взаимодействие между растворимыми в воде веществами.

Таким образом, полярность молекул и способность образовывать водородные связи делают воду хорошим растворителем для огромного количества неорганических и органических веществ. Кроме того, в качестве растворителя вода обеспечивает как приток веществ в клетку, так и удаление из неё продуктов жизнедеятельности, поскольку большинство химических соединений может проникнуть через наружную клеточную мембрану только в растворённом виде.

Не менее важна и биохимическая роль воды. Под действием некоторых катализаторов — ферментов — она вступает в реакции гидролиза, т. е. реакции, при которых к свободным валентностям различных молекул присо-

единяются группы OH^- или H^+ воды. В результате образуются новые вещества с иными свойствами.

Различают свободную воду (её в организмах может быть до 90%) и связанную (ассоциированную) с различными молекулами, доля которой составляет около 10%. Диполи воды окружают любые заряженные молекулы, образуя подобие «рубашки» из определённым образом ориентированных диполей, пространственно изолируя молекулы друг от друга. Важное значение связанная вода имеет в работе белков-ферментов, чьё функционирование обусловлено динамикой изменения структуры белков. В результате соединения белков с диполями воды возникают свободные объёмы в пределах макромолекул, что даёт им возможность легко изменять конформацию при взаимодействии с другими молекулами. Это определяет участие активного центра и всей глобулы в биологических реакциях.

Вода в известной степени является терморегулятором: за счёт её хорошей теплопроводности и большой теплоёмкости при изменении температуры окружающей среды температура внутри клетки остаётся неизменной или её колебания оказываются значительно меньшими, чем снаружи.

Вода в основном поступает в организм из окружающей среды. Это так называемая экзогенная вода. Небольшие количества воды образуются и в организме, например при расщеплении углеводов и жиров. Такую воду называют эндогенной или метаболической.

3.1.2. Минеральные соли

Большая часть неорганических веществ находится в клетке в виде солей — либо диссоциированных на ионы, либо в твёрдом состоянии. Среди первых большое значение имеют катионы K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , которые обеспечивают такое важнейшее свойство живых организмов, как раздражимость. В тканях многоклеточных животных кальций входит в состав межклеточного «цемента», обуславливающего сцепление клеток между собой и упорядоченное их расположение в тканях. От концентрации солей внутри клетки зависят буферные свойства клетки.

Буферностью называют способность клетки поддерживать слабощелочную реакцию своего содержимого ($\text{pH} = 7,2$) на постоянном уровне. Буферные растворы характеризуются тем, что внесение в них или образование в процессе обмена веществ небольших количеств кислоты или щёлочи не оказывает влияния на значения pH вследствие образования соединений с карбонатами, фосфатами или органическими молекулами. Внутри клетки буферность обеспечивается главным образом анионами H_2PO_4^- . Во внеклеточной жидкости и в крови роль буферных соединений играют H_2CO_3 и HCO_3^- . Анионы слабых кислот и слабые щёлочи связывают ионы водорода и гидроксид-ионы, благодаря чему реакция внутри клетки практически не меняется.

Нерастворимые минеральные соли, например фосфорнокислый кальций, входят в состав межклеточного вещества костной ткани, в раковины моллюсков, обеспечивая прочность этих образований.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Качественный состав элементов, образующих неживую и живую материю, во многом сходен.
- Шесть основных элементов — Н, О, N, С, Р и S — называют биоэлементами, отмечая их вклад в образование органических молекул.
- Вода образует основу внутренней среды живых организмов.
- Катионы и анионы растворимых солей формируют буферные системы клетки, предотвращая резкие колебания pH внутренней среды.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие химические элементы входят в состав клетки?
- 2 Приведите примеры биологической роли химических элементов.
- 3 Что такое микроэлементы? Приведите примеры и охарактеризуйте их биологическое значение.
- 4 Какие неорганические вещества входят в состав клетки?
- 5 В чём заключается биологическая роль воды; минеральных солей?
- 6 Какие вещества обуславливают буферные свойства клетки?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Каковы отличия вклада различных элементов в организацию живой и неживой природы?
- 2 Объясните, как физико-химические свойства воды проявляются в обеспечении процессов жизнедеятельности клетки и целостного организма.

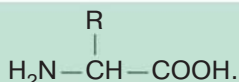


3.2. Органические вещества, входящие в состав клетки

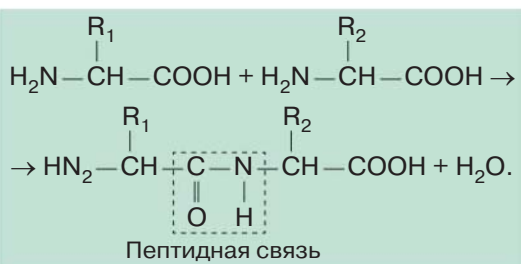
Органические соединения составляют в среднем 20—30% массы клетки организма. К ним относятся биологические полимеры — белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, а также жиры и ряд небольших молекул — гормонов, пигментов, АТФ и многих других. В различные типы клеток входит неодинаковое количество органических соединений. В растительных клетках преобладают сложные углеводы — полисахариды, а в животных — больше белков и жиров. Тем не менее каждая из групп органических веществ в любом типе клеток выполняет сходные функции.

3.2.1. Биологические полимеры — белки

Строение белков. Среди органических веществ клетки белки занимают первое место как по количеству, так и по значению. У животных на них приходится около 50% сухой массы клетки. *Белками* принято называть линейные нерегулярные биологические полимеры, мономерами которых служат аминокислоты. В организме человека встречается огромное количество типов белковых молекул, отличающихся не только друг от друга, но и от белков других организмов. Несмотря на такое разнообразие и сложность строения, они построены всего из двадцати различных аминокислот. Их общая формула выглядит следующим образом:



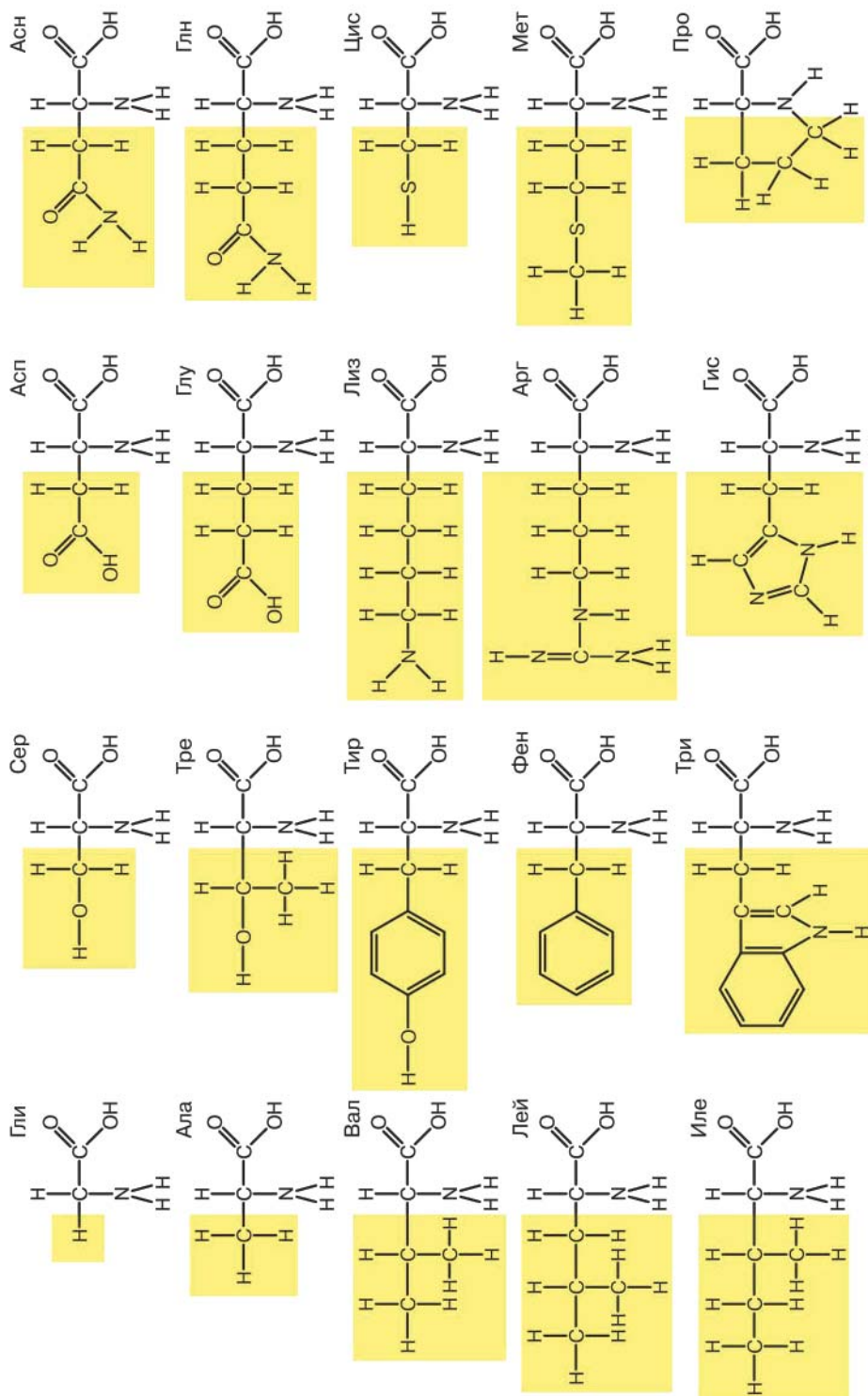
В левой части молекулы расположены группа $\text{H}_2\text{N}-$, которая обладает свойствами основания, а справа — кислотная группа $-\text{COOH}$, характерная для всех органических кислот. Следовательно, аминокислоты — амфотерные соединения, совмещающие свойства кислоты и основания. Этим обусловлена их способность взаимодействовать друг с другом. Соединяясь, молекулы аминокислот образуют связи между углеродом кислотной и азотом основной групп. Такие связи называют ковалентными, а в данном случае — *пептидными связями*:



Соединение двух аминокислот в одну молекулу называется дипептидом, трёх аминокислот — трипептидом и т. д., а соединение, состоящее из двадцати и более аминокислотных остатков, — полипептидом.

Аминокислоты имеют общий план организации, но отличаются друг от друга по строению радикала (R), которое весьма разнообразно. Например, у аминокислоты аланина радикал простой — CH_3 , радикал цистеина содержит серу — CH_2SH , другие аминокислоты имеют более сложные радикалы. Свойства радикалов неодинаковы: одни из них гидрофильны, другие гидрофобны, третьи характеризуются кислотными или основными свойствами (рис. 3.1). Именно свойства радикалов аминокислот и место их локализа-

Рис. 3.1. Структурные формулы аминокислот, входящих в состав животных белков. Жёлтым цветом выделены радикалы аминокислот, обуславливающие их разнообразие



ции в полипептидной цепи во многом определяют свойства всей белковой молекулы и её пространственную конфигурацию.

Белки, выделенные из организмов животных, растений, грибов и микроорганизмов, включают огромное количество комбинаций двадцати основных аминокислот. Порядок их чередования самый разнообразный, что делает возможным существование весьма значительного числа молекул белка, отличающихся друг от друга. Например, для белка, состоящего всего из двадцати остатков аминокислот, теоретически возможно около 2×10^{18} вариантов, отличающихся чередованием аминокислот, а значит, и свойствами различных белковых молекул. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи принято называть *первичной структурой белка* (рис. 3.2).

Однако молекула белка в виде цепи аминокислотных остатков, последовательно соединённых между собой пептидными связями, ещё не способна выполнять специфические функции. Для этого необходим более высокий уровень структурной организации. Путём образования водородных связей между остатками карбоксильных групп и аминогрупп разных аминокислот

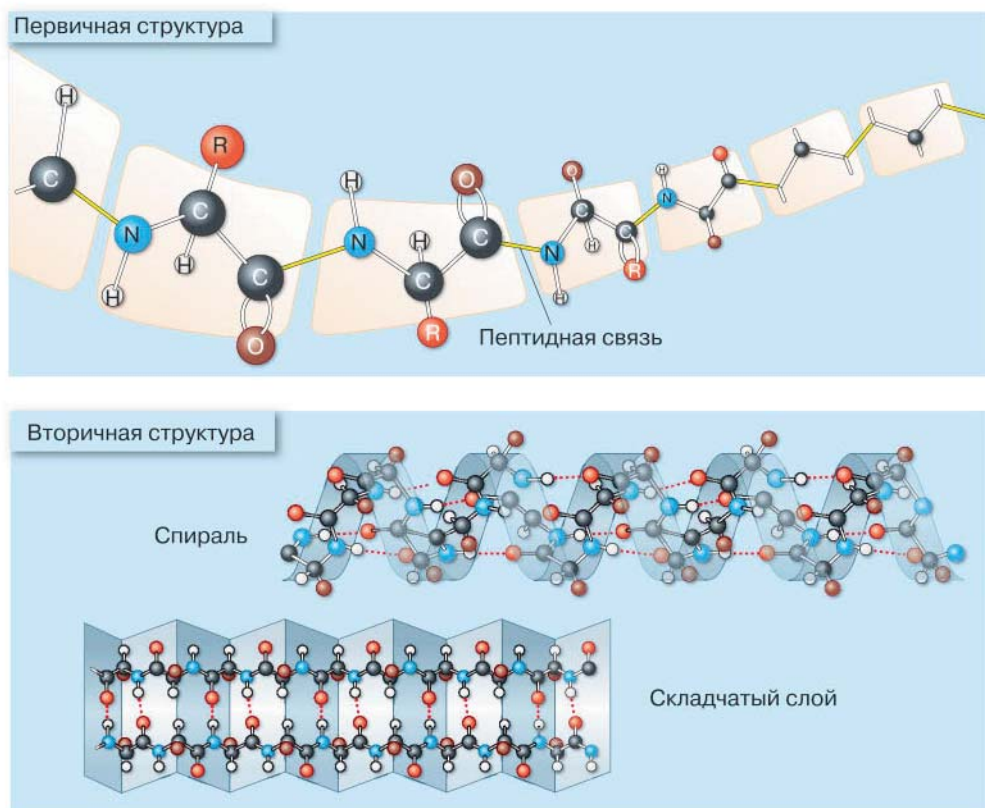


Рис. 3.2. Схема организации полипептидной цепи (первичная структура белка) и варианты вторичной структуры белка

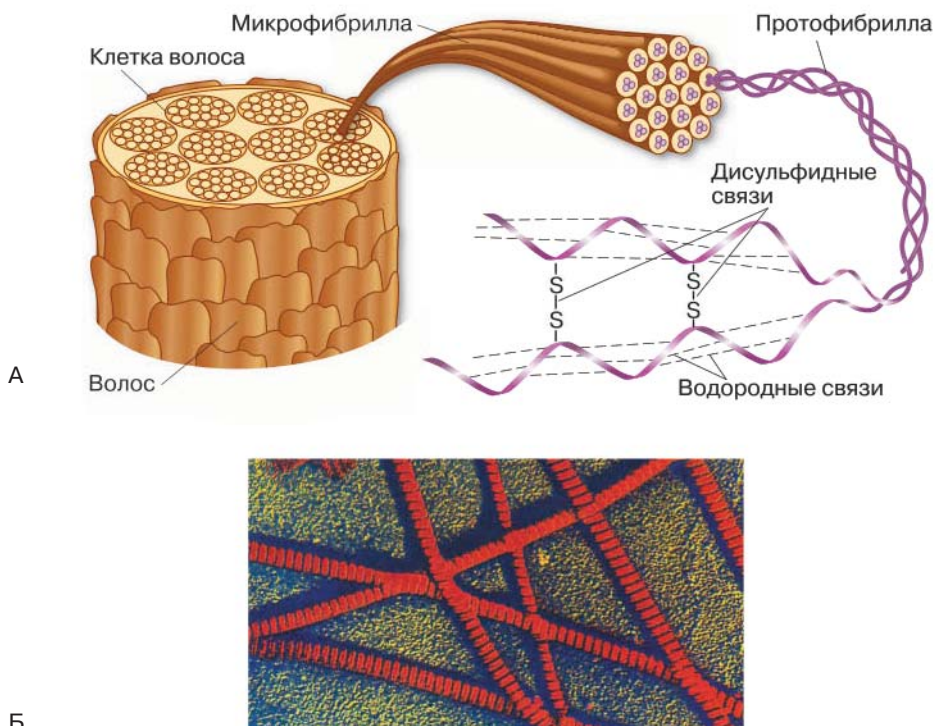


Рис. 3.3. Фибриллярные белки: А — строение фибриллярных белков волоса; Б — коллаген (электронная микрофотография)

белковая молекула принимает вид спирали (α -структура), складчатого слоя — «гармошки» (β -структура) или их комбинации на протяжении одной молекулы. Это *вторичная структура белка* (см. рис. 3.2). Пептиды, обладающие вторичной структурной организацией, могут соединяться между собой, образуя фибриллярные (от лат. *fibrilla* — нить) белки, например коллаген (рис. 3.3), формирующий наряду с другими белками межклеточное вещество. Но в других случаях этой структурной организации недостаточно для приобретения белком характерной биологической активности.

Часто только молекула, обладающая третичной структурой, может выполнять роль катализатора или любую другую. Третичная структура образуется вследствие взаимодействия радикалов, в частности радикалов аминокислоты цистеина, которые содержат серу (рис. 3.4). Атомы серы двух аминокислот, находящихся на некотором расстоянии друг от друга в полипептидной цепи, соединяются, образуя так называемые дисульфидные, или $S-S$, связи. Благодаря этим взаимодействиям, а также другим, менее сильным связям, белковая спираль сворачивается и приобретает форму шара, или глобулы. Способ укладки полипептидных спиралей в глобулу называют *третичной структурой белка*.

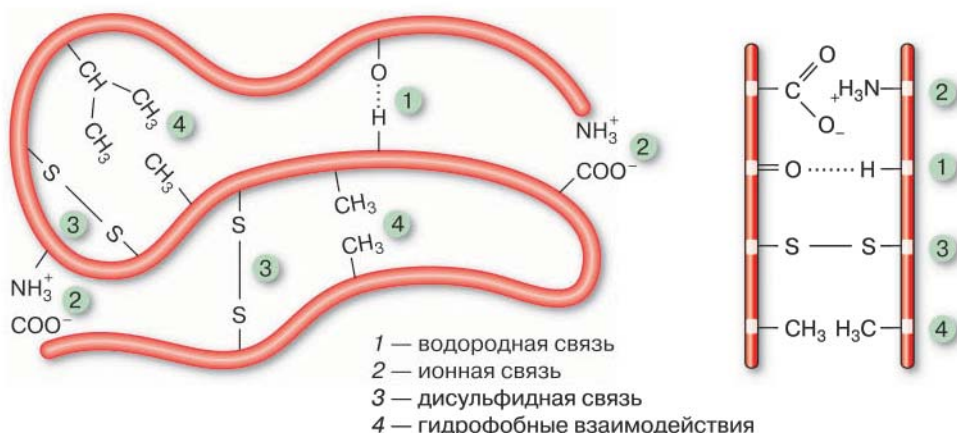


Рис. 3.4. Третичная структура белка. Справа изображены связи, поддерживающие форму глобулы

Окончательную доработку структуры белка называют *фолдингом*. Она осуществляется специфическими ферментами — *шаперонами* (рис. 3.5).

Многие белки, обладающие третичной структурой, могут выполнять свою биологическую роль в клетке. Однако для осуществления некоторых функций организма требуется участие белков с ещё более высоким уровнем организации. Такую организацию называют *четвертичной структурой*. Она представляет собой структурно-функциональное объединение двух,

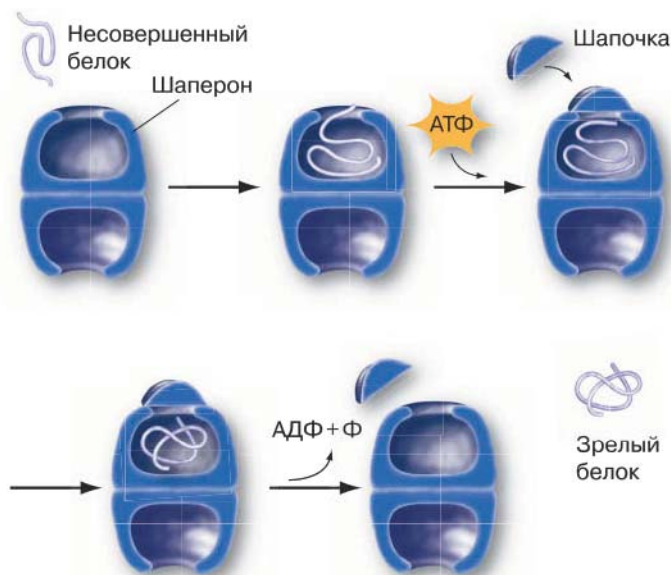


Рис. 3.5. Фолдинг — доработка белковой молекулы на посттрансляционном этапе

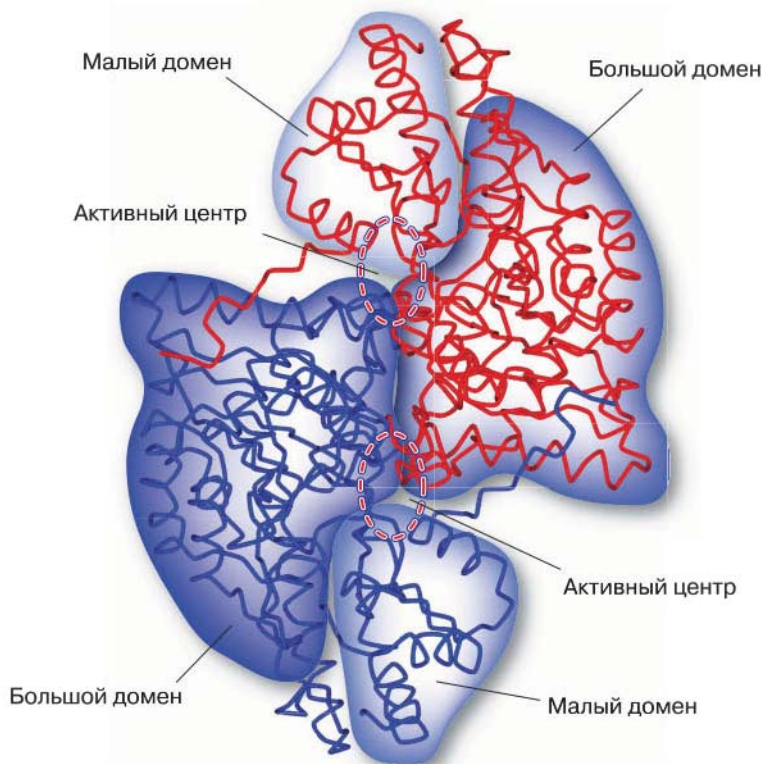


Рис. 3.6. Четвертичная структура белка

трёх и более молекул белка, обладающих третичной структурной организацией (рис. 3.6). Пример такого сложного белка — гемоглобин. Его молекула состоит из четырёх связанных между собой молекул. Другим примером может служить гормон поджелудочной железы — инсулин, включающий два компонента. В состав четвертичной структуры некоторых белков, помимо белковых субъединиц, включаются и разнообразные небелковые компоненты. Тот же гемоглобин содержит сложные гетероциклические соединения, содержащие железо.

Характер всех уровней организации белковой молекулы зависит от последовательности аминокислот в полипептидной цепи, т. е. в конечном итоге определяется соответствующим геном.

Свойства белков. Белки, как и другие неорганические и органические соединения, обладают рядом физико-химических свойств, вытекающих из их структурной организации. Это во многом обуславливает функциональную активность каждой молекулы.

Во-первых, белки — преимущественно водорастворимые молекулы и, следовательно, могут проявлять свою функциональную активность только в водных растворах.

Во-вторых, белковые молекулы несут большой поверхностный заряд. Это определяет целый ряд электрохимических эффектов, например изменение проницаемости мембран, каталитической активности и других функций.

В-третьих, белки термолабильны, т. е. проявляют свою активность в узких температурных рамках. Однако для организмов с непостоянной температурой тела — пойкилотермных животных — эти рамки могут быть расположены в различных зонах температурной шкалы. Например, у обитателей приполярных вод они близки к 4—6 °С, а у организмов, населяющих термальные воды, — значительно выше.

Действие повышенной температуры, а также обезвоживание, изменение pH и другие воздействия вызывают разрушение структурной организации белков. Вначале разрушается самая слабая структура — четвертичная, затем третичная, вторичная, а при более жёстких воздействиях — первичная. Утрата белковой молекулой своей структурной организации называется *денатурацией*.

Если воздействие факторов среды не приводит к разрушению первичной структуры молекулы, то при восстановлении нормальных условий среды структура белка и его функциональная активность полностью воссоздаются. Такой процесс носит название *ренатурации*. Это свойство белков восстанавливать утраченную структуру широко используется в медицинской и пищевой промышленности при приготовлении некоторых медицинских препаратов, например антибиотиков, вакцин, сывороток, ферментов, а также для получения пищевых концентратов, длительное время сохраняющих свои питательные свойства в высушенном виде.

Функции белков. Функции белков в клетке чрезвычайно многообразны (рис. 3.7). Одна из важнейших — **пластическая (строительная) функция**. Белки участвуют в образовании всех клеточных мембран и органоидов клетки, элементов цитоскелета — внутреннего клеточного скелета, а также структур межклеточного вещества.

Исключительно важное значение имеет **каталитическая функция** белков. Подавляющее большинство биологических катализаторов — ферментов (энзимов) — вещества белковой природы. Они обеспечивают процесс молекулярного узнавания веществ и ускоряют химические реакции, протекающие в клетке.

Остановимся на этой важнейшей функции несколько подробнее. Термин «катализ», который в биохимии встречается не менее часто, чем в химической промышленности, где широко используются катализаторы, буквально означает «развязывание», «освобождение». Вещества, относимые к катализаторам, ускоряют химические превращения, причём состав самих катализаторов после реакции остаётся таким же, каким он был до реакции. Сущность каталитической реакции, несмотря на огромное разнообразие катализаторов и типов реакций, в которых они принимают участие, в основных чертах сводится к тому, что исходные вещества образуют с катализатором промежуточные соединения. Они сравнительно быстро превращаются



Рис. 3.7. Основные функции белков

в конечные продукты реакции, а катализатор восстанавливается в первоначальном виде. Ферменты — те же катализаторы. Им свойственны все законы катализа. Но энзимы имеют белковую природу, и это обуславливает их особые свойства. Что же общего у ферментов с известными из неорганической химии катализаторами, а что их отличает?

Один и тот же неорганический катализатор может применяться в различных производствах. Фермент же катализирует только одну реакцию или один вид реакций, т. е. он более специфичен, чем неорганический катализатор (рис. 3.8). В основе взаимодействия фермента и реагирующего с ним вещества — субстрата — лежит принцип соответствия конфигурации активного центра фермента и субстрата, или, как говорят учёные-биохимики, принцип «ключ—замок».

Температура всегда влияет на скорость химических реакций. Большинство реакций с неорганическими катализаторами идёт при очень высоких температурах. При этом скорость реакции, как правило, увеличивается. Для

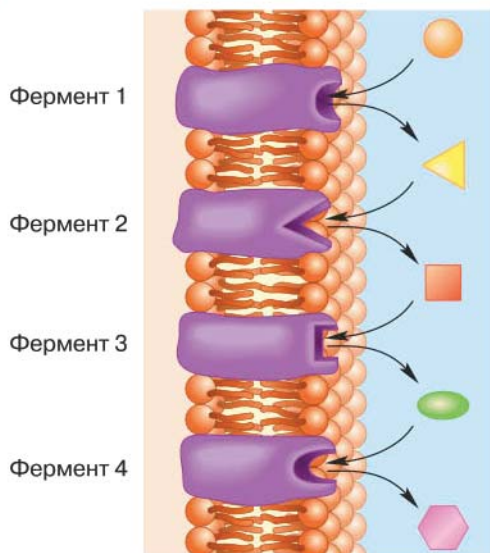


Рис. 3.8. Специфичность ферментов



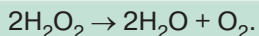
Рис. 3.9. Энергия активации реакции: красная линия — без катализатора; синяя — с участием неорганического катализатора; зелёная — с участием фермента

ферментативных реакций это увеличение ограничено определённой (оптимальной) температурой. Дальнейшее её повышение вызывает изменения в структуре молекулы фермента (денатурацию), её активность снижается, а затем и вовсе прекращается. Однако некоторые ферменты микроорганизмов, обнаруженных в водах горячих природных источников, не только выдерживают нагревание, близкое к точке кипения воды, но даже проявляют в этих условиях свою максимальную активность. Но и для них температурные рамки довольно узки и определяются средой обитания микроорганизмов. Для большинства же ферментов температурный оптимум близок к 35—40 °С.

Ферменты активны только при физиологических значениях кислотности раствора, совместимых с жизнью и нормальным функционированием клетки, органа или организма в целом.

Реакции с участием неорганических катализаторов протекают, как правило, при высоких давлениях, а ферменты работают при нормальном (атмосферном) давлении и снижают энергию взаимодействия веществ (энергию активации) (рис. 3.9). И наконец, самое важное отличие ферментов от других катализаторов в том, что скорость реакций, катализируемых ферментами, в десятки тысяч, а иногда и в миллионы раз выше той скорости, которая может быть достигнута при участии неорганических катализаторов.

Известный всем перексид водорода, применяемый в быту как отбеливающее и дезинфицирующее вещество, без катализаторов разлагается медленно:



В присутствии неорганического катализатора (солей железа) эта реакция идёт несколько быстрее. А фермент каталаза, имеющийся практически во всех клетках, разрушает пероксид водорода с невероятной скоростью: одна молекула каталазы за одну минуту расщепляет более 5 млн молекул H_2O_2 .

Ускоряющее действие катализаторов в различных реакциях связано с энергией активации — той энергией, которую необходимо сообщить реагирующим молекулам в момент их взаимодействия, чтобы реакция стала возможной. Именно благодаря большим значениям энергии активации дерево, бумага, керосин и другие горючие вещества не загораются сами собой при комнатной температуре. Если же их нагреть в кислородной среде, то возможность загорания увеличится. Чем выше температура окружающей среды, тем меньше требуется затратить дополнительной энергии для того, чтобы горючие вещества воспламенились, и тем ниже, следовательно, энергия активации.

Биологические катализаторы и выполняют роль такого «подогрева», который обеспечивает возможность множеству молекул беспрепятственно вступать во взаимодействия.

Регуляторная функция белков заключается в следующем. Процессы саморегуляции организма тесно связаны с белками-регуляторами.

Во-первых, это регуляторы активности генов, обеспечивающие их активацию (экспрессию) или прекращение деятельности (репрессию) того или иного гена. Некоторые из таких белков образуют сложные комплексы, активирующие ферменты синтеза ДНК и РНК.

Во-вторых, на клеточном уровне работают многочисленные факторы роста, стимулирующие клеточное деление, например фактор роста эпидермиса, фактор роста нервов и др. Их значение очень важно в обеспечении восстановительных процессов. Стимуляторам размножения клеток противоположны ингибиторы клеточного деления, замедляющие процессы, приводящие к росту. Часто такие вещества проявляют тканеспецифическую активность. Последнее весьма перспективно при лечении опухолевых заболеваний.

Известно, что в специальных клетках животных и растений синтезируются регуляторы физиологических процессов — гормоны, многие из которых являются белками (рис. 3.10). К ним, например, относят все гормоны гипоталамической части мозга и гипофиза. Это гормон роста, или соматотропный гормон (СТГ), аденокортикотропный гормон (АКТГ), тиреотропный гормон (ТТГ) и другие гормоны гипофиза, а также либерины и статины гипоталамуса, усиливающие или подавляющие синтез и выход в кровь гормонов гипофиза. В настоящее время налажен биотехнологический синтез гормона роста. Применение этого гормона в лечении детей с задержкой роста из-за недостатка гормона роста обеспечивает их нормальное развитие. Белками являются и гормоны, синтезирующиеся в специальных клетках поджелудочной железы, — инсулин и глюкагон.

Следует отметить, что не все гормоны являются белками. Некоторые из них — производные аминокислот, например три- и тетраидтиро-



Рис. 3.10. Гормоны белковой природы

нин — тироксин (гормоны щитовидной железы), адреналин, мелатонин и др.

Восприятие клетками различного рода раздражений химической и биологической природы осуществляется рецепторами клеточной поверхности и мембран ядерной оболочки. Такие рецепторы — сложные органические соединения, обязательным компонентом которых служат белки (рис. 3.11). В этом выражается **сигнальная функция** белков. Принцип работы рецепторов клеточной поверхности — «ключ—замок».

Необходимо отметить, что разные клетки многоклеточного организма несут на своей поверхности неодинаковые наборы рецепторных гликопротеидов. Это определяет различную чувствительность клеток разных тканей ко внешним воздействиям, в том числе и регуляторным.

Также белки выполняют **информационно-коммуникативную функцию**. В организме человека, по оценкам гистологов, существует более ста типов окончательно дифференцированных — специализированных клеток, таких, например, как эритроциты, нейроны, гепатоциты. Кроме этого, выделяют клетки, вступившие на путь специализации. Каждая клетка, принадлежащая к определённому клеточному типу, имеет своё «лицо». Оно сформировано определённым набором антигенов клеточной поверхности, в состав многих из них входят белки. Например, как вам известно из курса «Человек и его здоровье», у человека имеется 4 группы крови в системе АВ0. У лиц с I (0) группой крови на поверхности эритроцитов нет полноценного антигена этого класса. Эритроциты людей, имеющих II (A) группу крови, несут ан-

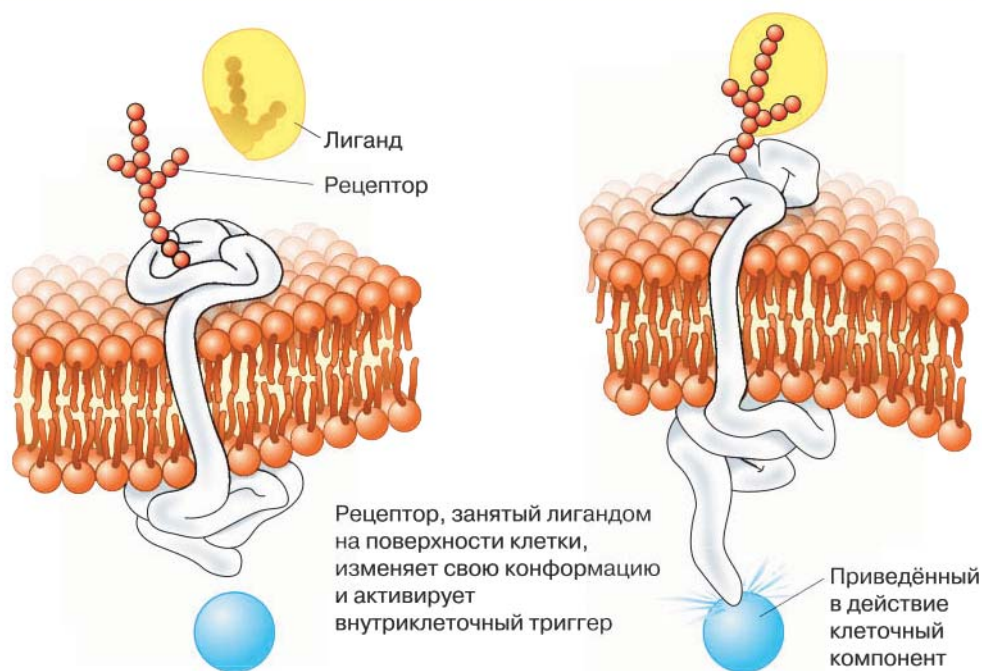


Рис. 3.11. Механизм работы рецептора

тиген А, обладающие III (В) группой — антиген В, а для IV (AB) группы крови характерно присутствие обоих антигенов — А и В. Такие антигены называют антигенами тканевой принадлежности или тканевой совместимости. Антигены клеточной поверхности демонстрируют принадлежность клетки к определённому клеточному типу, а их комбинация строго индивидуальна (рис. 3.12).

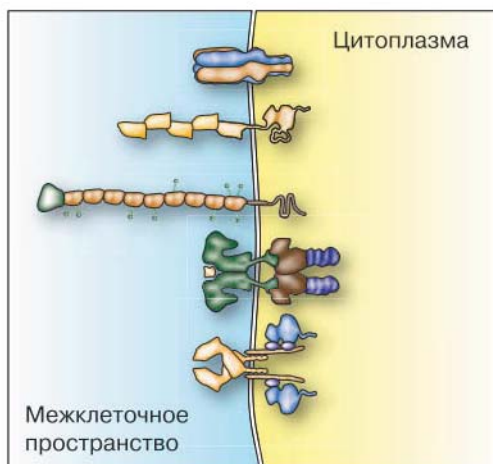


Рис. 3.12. Антигены клеточной поверхности определяют «лицо» клетки и её принадлежность к определённому типу

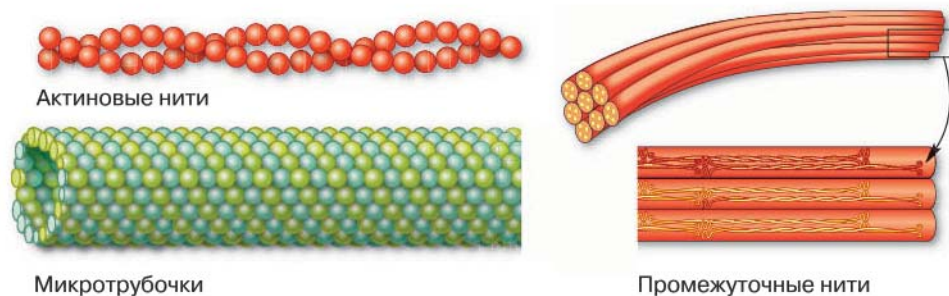


Рис. 3. 13. Схема строения элементов цитоскелета

Движение живых организмов обеспечивается специальными сократительными белками, представленными различными волокнами, например актиновыми и миозиновыми, а также микротрубочками (рис. 3. 13). Эти белки участвуют во всех видах движения, к которым способны клетки и организмы: мерцание ресничек и биение жгутиков у простейших, сокращение мышц у многоклеточных животных и др. В этом выражается **двигательная функция** белков.

Транспортная функция белков заключается в присоединении химических элементов (например, кислорода к гемоглобину) или биологически активных веществ (гормонов) и переносе их к различным тканям и органам тела. Специальные транспортные белки перемещают РНК, синтезированные в клеточном ядре, в цитоплазму. Широко представлены транспортные

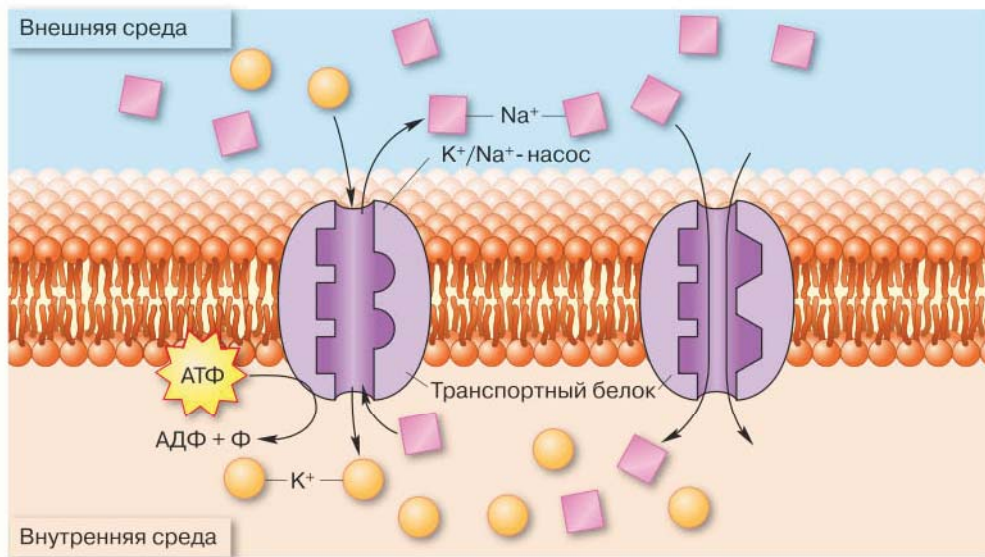


Рис. 3. 14. Транспортные белки. K^+/Na^+ -насос

белки в наружных мембранах клеток и мембранах ядерной оболочки (рис. 3.14). Они переносят различные вещества из окружающей среды в цитоплазму, а оттуда — в ядро.

Из внешней среды в организм человека и животных может попадать множество вирусов и бактерий, вызывающих тяжёлые инфекционные заболевания. В тканях лимфатической системы образуются лимфоциты — клетки, способные синтезировать разнообразные защитные белки — антитела. Ещё их называют иммуноглобулинами. Молекулы антител состоят из четырёх полипептидных цепей и имеют участок, узнающий чужеродное вещество и называемый изменчивой областью (рис. 3.15 А, Б). Антитела способны распознавать молекулы различных биополимеров и их комплексы, находящиеся в плазме крови или в составе вирусов и бактерий. Они связываются с несвойственными организму веществами (антигенами) по принципу соответствия пространственных конфигураций молекул. В результате этого образуется безвредный, нетоксичный комплекс «антиген-антитело», который впоследствии фагоцитируется и переваривается другими формами лейкоцитов. Это проявление **защитной функции** белков.

Защитную функцию выполняют также антибиотики и токсины (яды), синтезируемые некоторыми грибами или бактериями. Эти вещества выделяют-ся в окружающую среду и угнетают процессы жизнедеятельности других организмов — конкурентов. В медицине антибиотики используют для борьбы с инфекционными заболеваниями.

Белки могут служить и одним из источников энергии в клетке, т. е. выполняют энергетическую функцию. При полном расщеплении 1 г белка до конечных продуктов выделяется 17,6 кДж энергии. Однако белки в таком качестве используются редко. Аминокислоты, высвобождающиеся при расщеплении белковых молекул, участвуют в реакциях пластического обмена для построения новых белковых молекул.

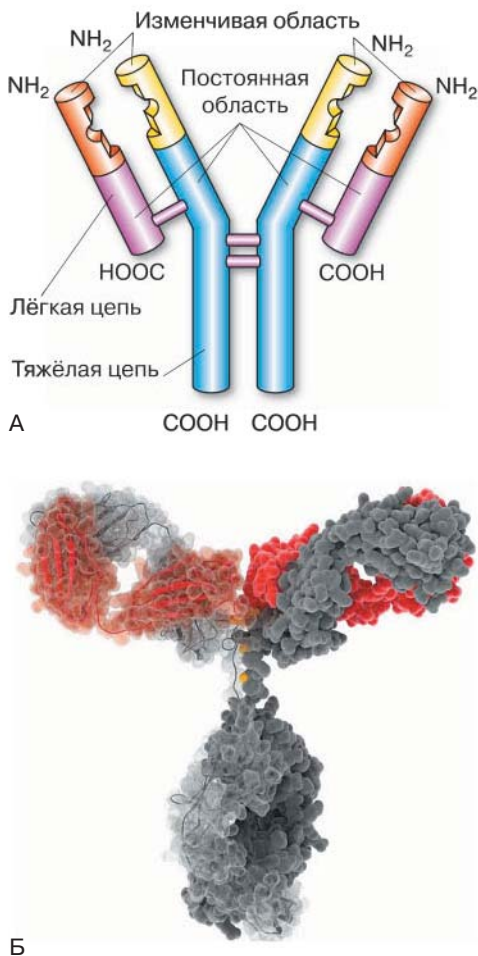


Рис. 3.15. Схема строения (А) и 3D-модель антитела (Б)

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Первичная структура белка — последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяется генотипом.
- Вторичная, третичная и четвертичная структурная организация белков зависит от первичной структуры.
- Подавляющее большинство биологических катализаторов — ферментов — имеют белковую природу.
- Белковые молекулы обеспечивают иммунологическую защиту организма от чужеродных веществ.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие органические вещества входят в состав клетки?
- 2 Из каких малых органических соединений состоят белки?
- 3 Что такое пептиды?
- 4 Что представляет собой первичная структура белка?
- 5 Как образуются вторичная, третичная структуры белка?
- 6 Какой процесс называется денатурацией белка?
- 7 Перечислите и охарактеризуйте функции белков.

3.2.2. Органические молекулы — углеводы

Углеводы, или *сахариды*, — органические вещества с общей формулой $C_n(H_2O)_m$. У большинства простых углеводов число молекул воды соответствует количеству атомов углерода. Поэтому эти вещества и были названы углеводами.

В животной клетке углеводы находятся в количествах, не превышающих 1—2, реже 5%. Наиболее богаты углеводами растительные клетки, где их содержание в некоторых случаях достигает 90% сухой массы (клубни картофеля, семена и т. д.).

Углеводы бывают простыми и сложными. Простые углеводы называют *моносахаридами*. В зависимости от числа атомов углерода в молекуле моносахариды называют триозами — 3 атома, тетрозам — 4, пентозам — 5 или гексозам — 6 атомов углерода. Из шестиуглеродных моносахаридов — гексоз — наиболее важными являются глюкоза, фруктоза и галактоза (рис. 3.16). Глюкоза содержится в крови человека в количестве 0,08—0,12%. Пентозы — рибоза и дезоксирибоза — входят в состав нуклеиновых кислот и АТФ.

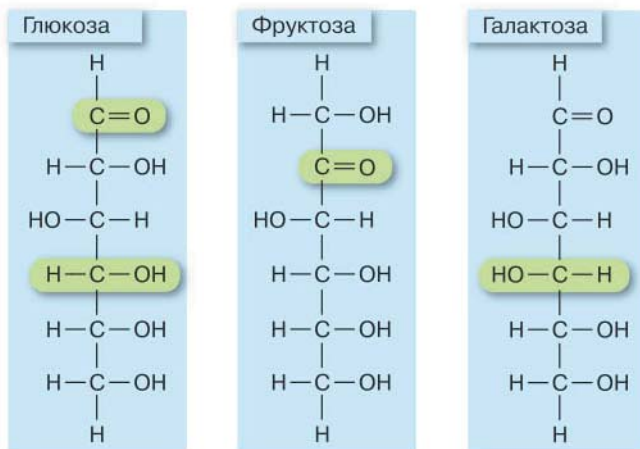


Рис. 3.16. Моносахариды — гексозы

Если в одной молекуле объединяются два моносахарида, такое соединение называют *дисахаридом*. К дисахаридам относятся пищевой сахар — сахароза, получаемый из тростника или сахарной свёклы и состоящий из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы, и молочный сахар — лактоза, образованный молекулами глюкозы и галактозы.

Сложные углеводы, которые образованы более чем двумя моносахаридами, называют *полисахаридами* (рис. 3.17). Мономерами таких полисахаридов, как крахмал, гликоген, целлюлоза, является глюкоза. Полисахариды, как правило, представляют собой разветвлённые полимеры, за исключением целлюлозы (рис. 3.17, А).

Углеводы выполняют ряд важнейших функций — пластическую (строительную), сигнальную и энергетическую. Например, целлюлоза образует стенки растительных клеток, а сложный полисахарид хитин является главным структурным компонентом наружного скелета членистоногих. Строительную функцию хитин выполняет и у грибов, образуя клеточные стенки. Не менее важна сигнальная функция углеводов. Небольшие олигосахариды, включающие 20—30 мономерных звеньев, входят в состав поверхностных и внутриклеточных рецепторов. Именно они, наряду с антигенами клеточной поверхности, определяют принадлежность клетки к определённой ткани — её «лицо». Кроме этого, углеводные части рецепторов выполняют функцию молекулярного «узнавания» и способствуют изменению пространственной конфигурации белкового компонента рецептора, что запускает определённые биохимические превращения веществ в клетке как реакцию на специфическое воздействие (см. рис. 3.11).

Также углеводы играют роль основного источника энергии в клетке. В процессе окисления 1 г углеводов освобождается 17,6 кДж энергии. Таким образом, крахмал у растений и гликоген у животных, откладываясь в клетках, служат энергетическим резервом.

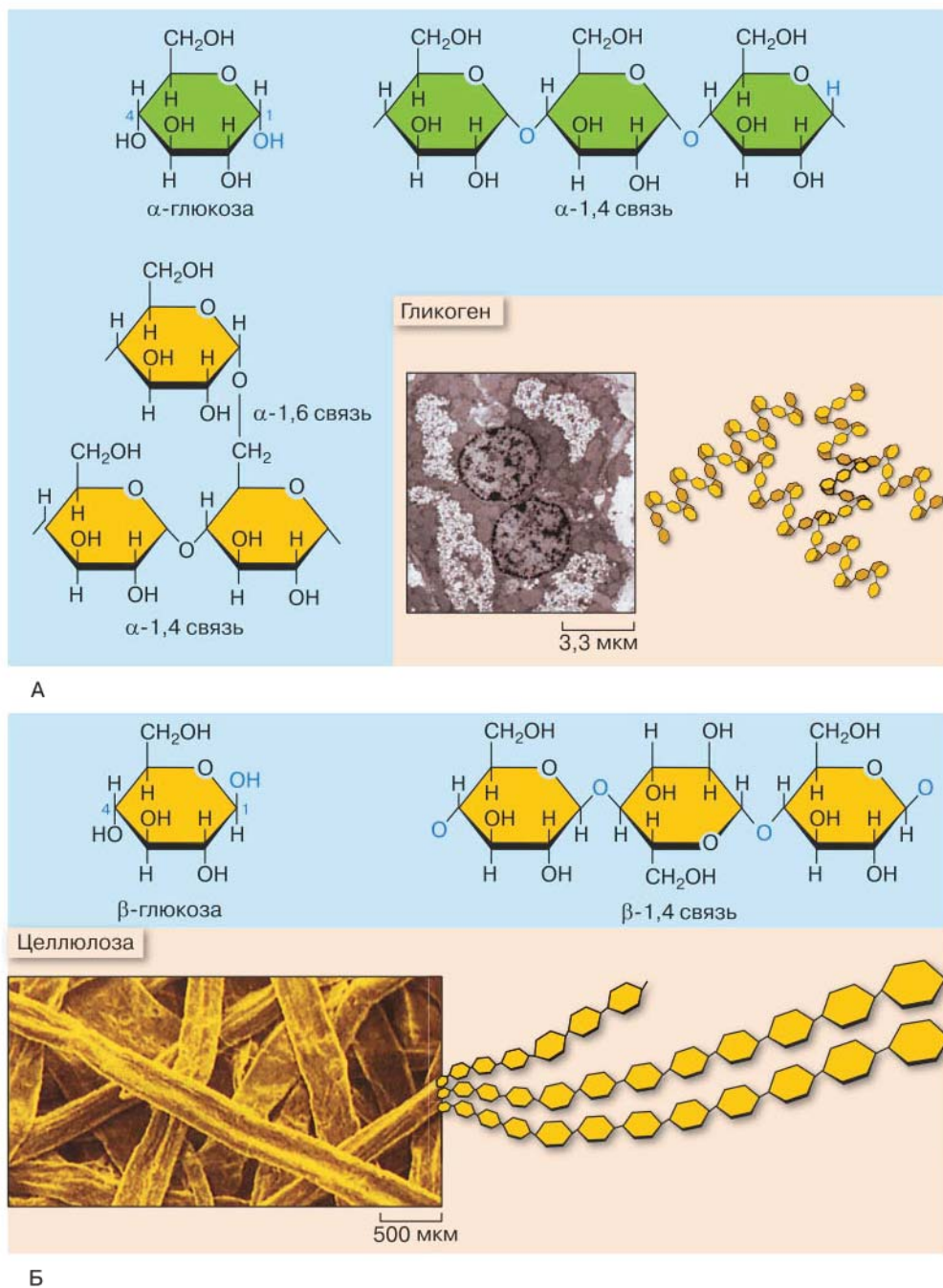


Рис. 3.17. Полисахариды: А — разветвлённый полимер; Б — линейный полимер (целлюлоза)

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Наибольшее количество углеводов содержится в растительных клетках.
- Моносахариды являются основным источником энергии для большинства живых организмов.
- Углеводы входят в состав рецепторов клетки и поверхностных антигенов, выполняя информационно-коммуникативные функции.
- Полисахарид целлюлоза входит в состав клеточных стенок прокариот и растений.
- Хитин образует наружный скелет членистоногих и клеточные оболочки грибов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие химические соединения называют углеводами?
- 2 Перечислите типы клеток, наиболее богатых углеводами.
- 3 Охарактеризуйте моносахариды и приведите их примеры.
- 4 Что такое дисахариды? Приведите примеры.
- 5 Каковы особенности строения полисахаридов?
- 6 Какой простой углевод служит мономером крахмала, гликогена, целлюлозы?
- 7 Перечислите и раскройте функции углеводов.

3.2.3. Органические молекулы — жиры и липоиды

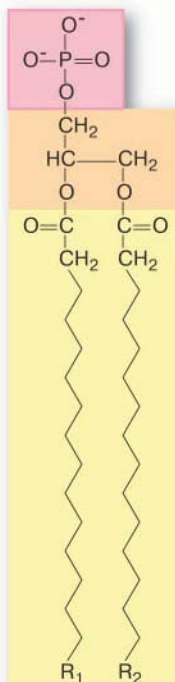
Жиры, или **липиды** (от греч. *lipos* — жир), представляют собой соединения высокомолекулярных жирных кислот и трёхатомного спирта глицерина. Жиры не растворяются в воде, они гидрофобны (от греч. *hydor* — вода и *phobos* — страх). В клетках помимо жиров есть и другие сложные гидрофобные жироподобные вещества, называемые **липоидами**. К ним относят фосфолипиды, стерины и др.

Содержание жира в клетке колеблется в пределах 5—15% от массы сухого вещества. В клетках жировой ткани количество жира может составлять до 90%. Накапливаясь в клетках жировой ткани животных, в семенах и плодах растений, жир служит запасным источником энергии.

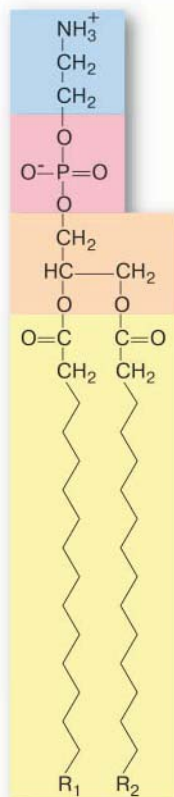
Также важна роль жиров и как растворителей гидрофобных органических соединений, например витаминов А, D, Е, необходимых для нормального протекания биохимических превращений в организме.

Жиры и липоиды выполняют и строительную функцию. Так, фосфолипиды образуют клеточные мембраны. Примеры фосфолипидов, входящих в состав мембран различных структур, представлены на рисунке 3.18. Более подробно вы прочтёте о фосфолипидах в главе 5.

Фосфат



Этаноламин



Инозитол

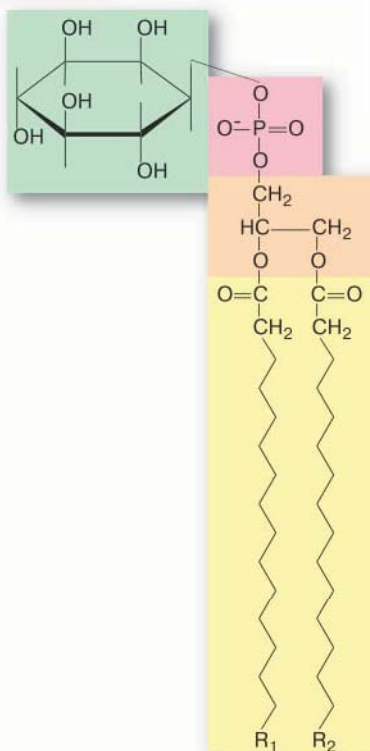


Рис. 3.18.
Строение разных
фосфолипидов

Благодаря плохой теплопроводности жир способен выполнять функцию теплоизолятора. У некоторых животных (тюленей, китов) он откладывается в подкожной жировой ткани, которая, например у китов, образует слой толщиной до 1 м.

Ещё одна важная функция жиров — энергетическая. При расщеплении в ходе метаболизма 1 г жиров до конечных продуктов — CO_2 и H_2O высвобождается большое количество энергии — 38,9 кДж и образуется около 1,34 г воды.

Холестерин (рис. 3.19) относят к стеринам — жироподобным веществам, липоидам природного происхождения. Он содержится практически во всех тканях организма, входит в состав биологических мембран, укрепляя, стабилизируя их структуру. Нарушение обмена холестерина лежит в основе некоторых патологических состояний (от греч. *patos* — болезнь). Например, при атеросклерозе он откладывается на стенках кровеносных сосудов, затрудняя кровоток или препятствуя ему.

Кроме этого, близкие по структуре вещества выполняют функцию половых гормонов и гормонов коры надпочечников, регулирующих углеводный и минеральный обмен. Образование некоторых липоидов предшествует синтезу гормонов коры надпочечников. Следовательно, этим веществам присуща и функция регуляции обменных процессов.

Большое значение в жизнедеятельности клетки и организма играют и такие сложные соединения, как гликолипиды, состоящие из углеводов и липидов. Особенно их много в составе ткани мозга и нервных волокон. Здесь же надо назвать и липопроотеиды, представляющие собой комплексные соединения различных белков с жирами.

В клетках человека и животных из ненасыщенных жирных кислот синтезируются такие регуляторные вещества, как простагландины. Они обладают широким спектром биологической активности: регулируют сокращение мускулатуры внутренних органов, поддерживают тонус сосудов, регулируют функции различных отделов мозга.

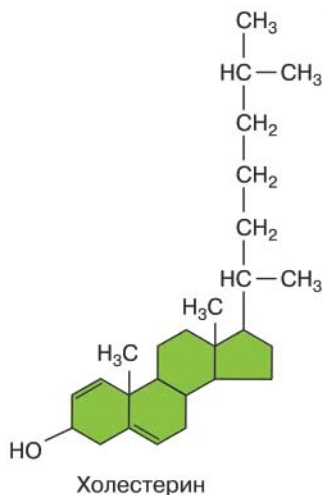


Рис. 3.19. Холестерин — обязательный компонент биологических мембран

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Жиры и липоиды гидрофобны, т. е. не растворяются в воде.
- Фосфолипиды являются основой биологических мембран.
- Как растворители жиры обеспечивают проникновение в организм жирорастворимых веществ, например витаминов D, E, A.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое жиры?
- 2 Опишите химический состав жиров и фосфолипидов.
- 3 Какие функции выполняют жиры и липоиды? Какими физическими свойствами обусловлена строительная функция фосфолипидов?
- 4 В каких клетках и тканях наиболее велико количество жиров? Зачем эти клетки синтезируют и накапливают большое количество жиров?
- 5 В чём заключается регуляторная роль жиров?
- 6 Что такое холестерин? Каково его значение в клетке и организме?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Чем определяется специфичность деятельности биологических катализаторов — ферментов? Как вы представляете себе роль воды в работе ферментов?
- 2 Каков механизм действия рецепторов клеточной поверхности? В чём вы видите биологический смысл воздействия различных веществ на клетку через рецепторы, а не непосредственно на процессы обмена веществ?
- 3 Как моносахариды объединяются в полимеры? Какие химические связи определяют пространственную конфигурацию полисахаридов?
- 4 Какие моносахариды входят в состав ди- и полисахаридов?
- 5 В чём заключается биологическое значение липоидов? Охарактеризуйте роль холестерина в организации клеточных мембран и в организме в целом.

3.2.4. Биологические полимеры — нуклеиновые кислоты

К середине XIX в. было установлено, что способность к наследованию признаков определяется материалом, находящимся в ядре клетки. В 1869 г. Ф. Мишер, исследуя химический состав ядер клеток гнойного содержимого, выделил из них вещество кислого характера, названное им *нуклеином*. Это событие расценивается сейчас как открытие нуклеиновых кислот.

Сам термин «нуклеиновые кислоты» был введён в 1889 г. немецким биохимиком А. Кёсселем, описавшим гидролиз нуклеиновых кислот. Учёный установил, что они состоят из остатков сахара (пентозы), фосфорной кислоты и одного из четырёх гетероциклических азотистых оснований, принадлежащих к *пуринам* или *пиримидинам* (рис. 3.20).

Значение нуклеиновых кислот огромно. Особенности их химического строения обеспечивают возможность хранения, переноса и передачи по наследству дочерним клеткам информации о структуре белковых молекул,

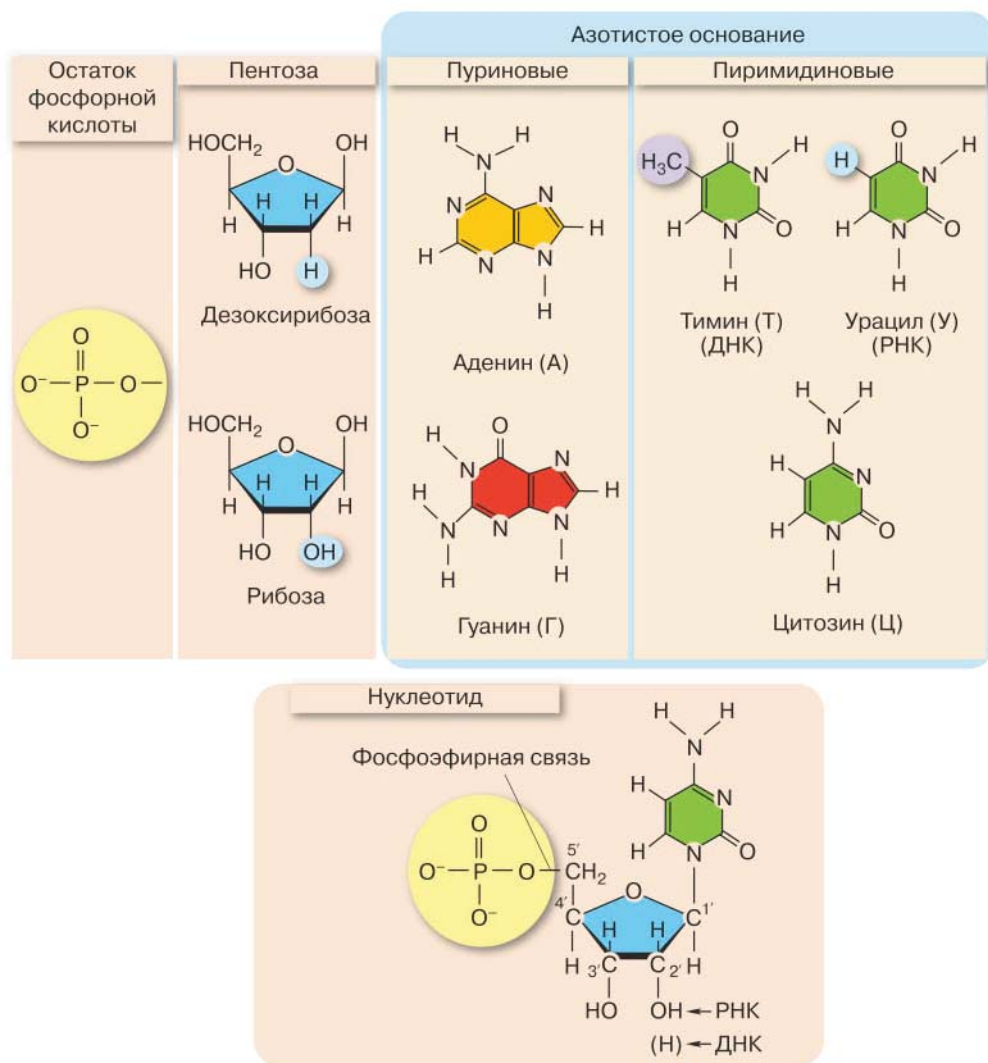


Рис. 3.20. Строение нуклеотида и его компонентов

которые синтезируются в каждой ткани на определённом этапе индивидуального развития.

Стабильность нуклеиновых кислот — важнейшее условие нормальной жизнедеятельности клеток и целых организмов. Часто изменения строения нуклеиновых кислот (мутации) влекут за собой изменения структуры клеток или активности физиологических процессов в них, влияя таким образом на жизнеспособность клеток, тканей и организмов в целом. С другой стороны, именно изменения структуры ДНК лежат в основе эволюционных преобразований.

Структуру нуклеиновых кислот впервые установили американский биохимик Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик (1953). Её изучение имеет исключительно важное значение для понимания наследования признаков у организмов и закономерностей функционирования отдельных клеток и клеточных систем — тканей и органов.

Существуют два различных типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) и рибонуклеиновые кислоты (РНК).

3.2.4.1. ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота

ДНК представляет собой генетический материал большинства организмов. В прокариотических клетках кроме основной хромосомной ДНК часто встречаются внехромосомные ДНК — *плазмиды*. В эукариотических клетках основная масса ДНК расположена в клеточном ядре, где она связана с различными белками в хромосомах, а также содержится в некоторых органеллах — митохондриях и пластидах.

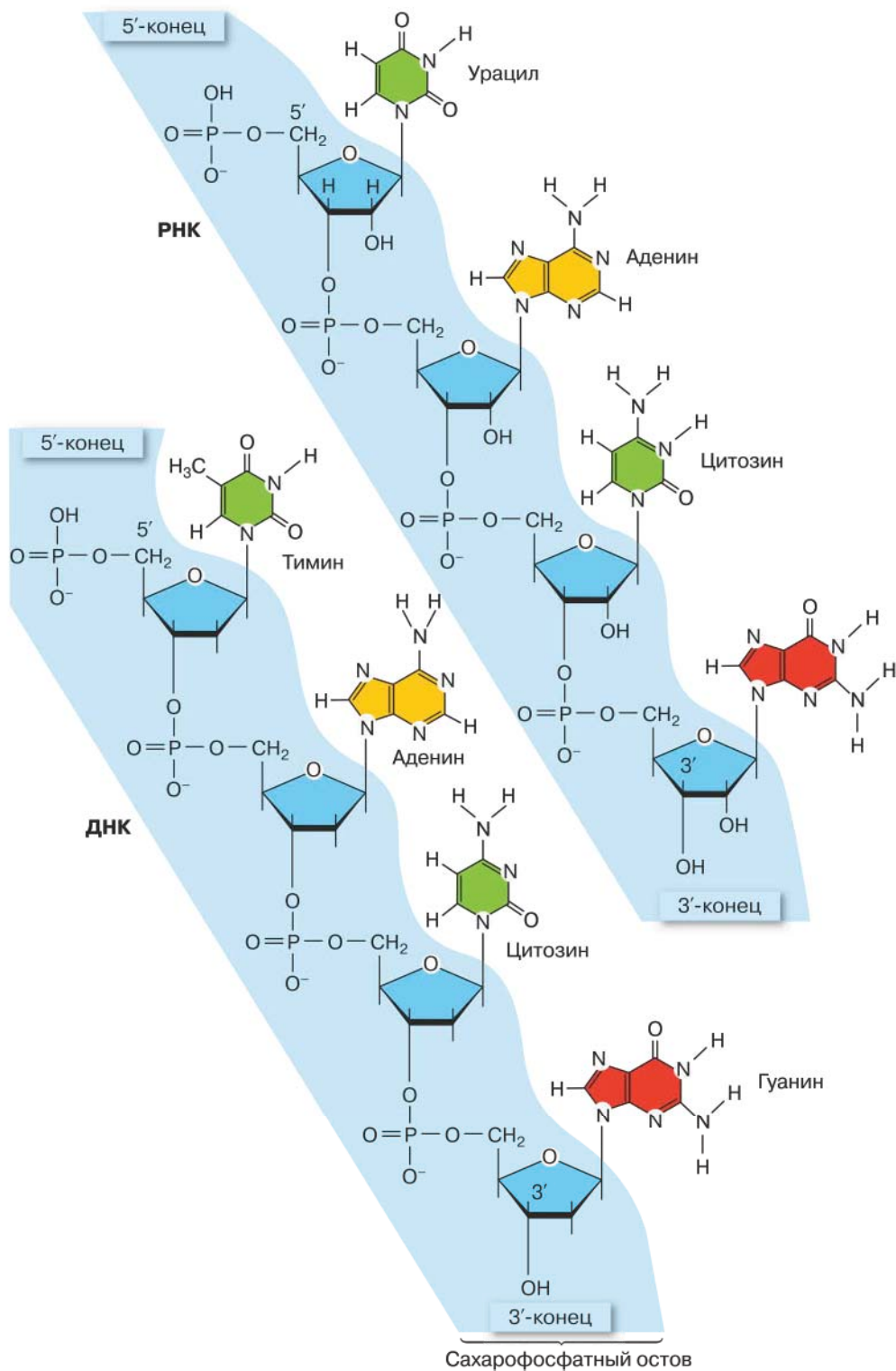
ДНК — это линейный, нерегулярный биологический полимер, состоящий, как правило, из двух полинуклеотидных цепей, соединённых друг с другом. Мономеры, составляющие каждую из цепей ДНК, — сложные органические соединения — *нуклеотиды*. Одни из важнейших компонентов нуклеотидов представляют собой азотистые основания.

В подавляющем большинстве случаев в состав нуклеотидов ДНК входят азотистые основания тимин (Т) и цитозин (Ц) — производные пиримидина, а также аденин (А) и гуанин (Г), относящиеся к производным пурина. Кроме того, нуклеотиды включают в себя пятиатомный сахар (пентозу) — дезоксирибозу и остаток фосфорной кислоты. На рисунке 3.20 показано, как компоненты нуклеотида соединены друг с другом. Обратите внимание, что атомы углерода в дезоксирибозе пронумерованы как 1', 2', 3', 4' и 5'. К $C_{1'}$ -атому присоединено азотистое основание, к $C_{5'}$ -атому — остаток фосфорной кислоты, а $C_{3'}$ -атом предназначен для соединения с последующим нуклеотидом в полинуклеотидной цепи.

ДНК — полимер с очень большой молекулярной массой: в одну молекулу может входить 10^8 и более нуклеотидов. В каждой полинуклеотидной цепи нуклеотиды соединяются между собой благодаря образованию эфирных связей между дезоксирибозой одного и остатком фосфорной кислоты другого нуклеотида (рис. 3.21). При этом в начале молекулы — у первого нуклеотида — свободным от образования эфирной связи остаётся остаток фосфорной кислоты. Это так называемый 5'-конец молекулы. На другом, «заднем» конце молекулы, не задействованном в образовании эфирной связи, оказывается 3'-атом углерода дезоксирибозы — 3'-конец полинуклеотидной цепи. Подобный принцип лежит и в основе строения РНК.

Две полинуклеотидные цепи объединяются в единую молекулу при помощи водородных связей, возникающих между азотистыми основаниями, входящими в состав нуклеотидов и образующих разные цепи. Количество

Рис. 3.21. Схема строения полинуклеотидных цепей — молекул ДНК и РНК



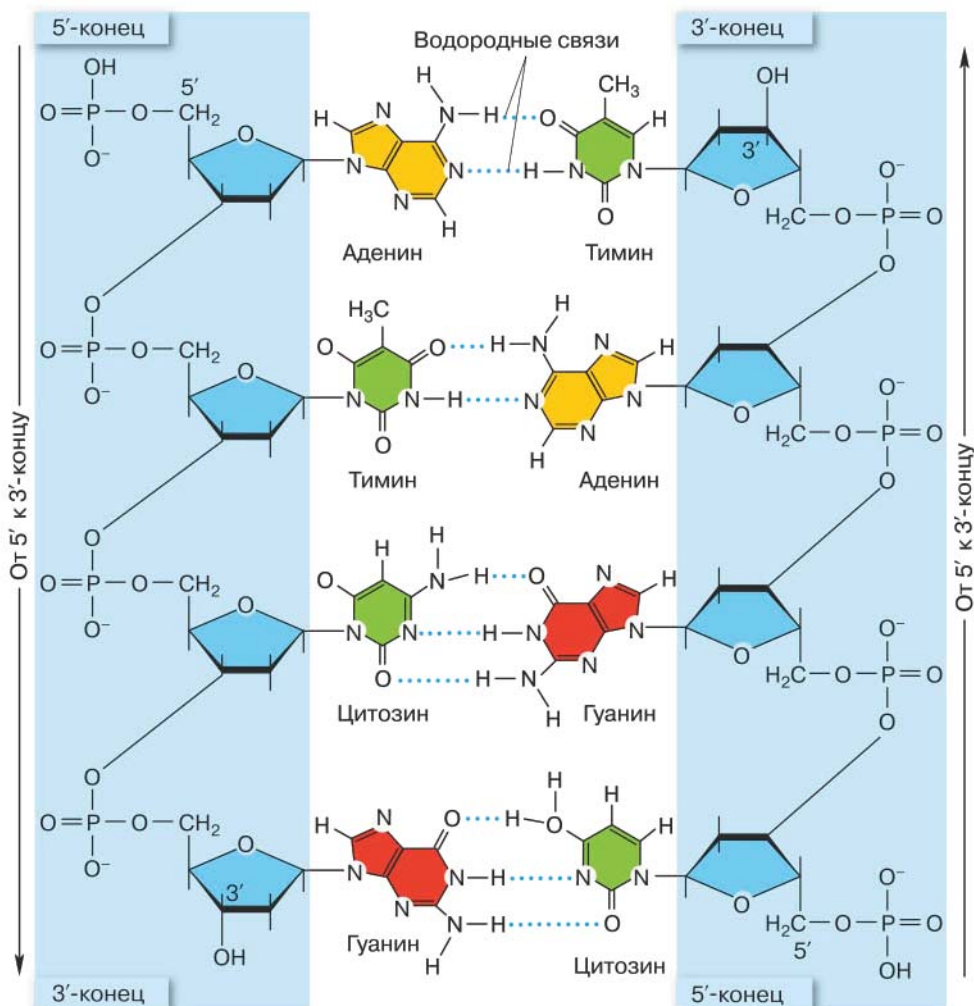
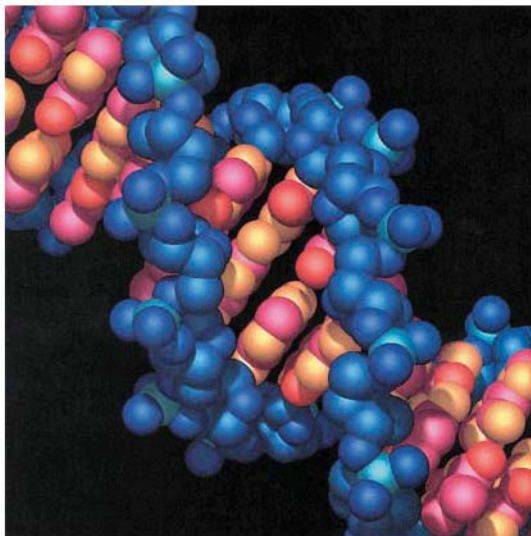


Рис. 3.22. Схема комплементарного соединения полинуклеотидных цепей в молекуле ДНК

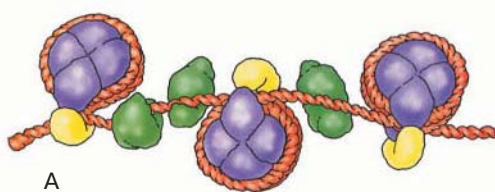
таких связей между разными азотистыми основаниями неодинаково, и вследствие этого азотистое основание А одной цепи полинуклеотидов всегда связано двумя водородными связями с Т другой цепи, а Г — тремя водородными связями с азотистым основанием Ц противоположной полинуклеотидной цепочки. Такая способность к избирательному соединению нуклеотидов, в результате чего формируются пары А—Т и Г—Ц, называется *комплементарностью* (рис. 3.22). Если известна последовательность нуклеотидов в одной цепи (например, Т—Ц—А—Т—Г), то благодаря принципу комплементарности легко определить последовательность оснований противоположной цепи (А—Г—Т—А—Ц).

Рис. 3.23. Объёмная модель двойной спирали ДНК (первый уровень спирализации). Открыта Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953)



Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна таковой в другой, т. е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправлены, или антипараллельны. Сахарофосфатные группировки нуклеотидов находятся снаружи, а комплементарно связанные нуклеотиды — внутри. Цепи закручиваются друг вокруг друга, а также вокруг общей оси и образуют правозакрученные объёмные спирали по 10 пар оснований в каждом витке — двойную спираль (рис. 3.23).

При соединении с определёнными белками — *гистонами* — степень спирализации молекулы повышается. Молекула утолщается и укорачивается, возникает нуклеосомная нить, представляющая собой по сути дезокси-нуклеопротеид (рис. 3.24). В дальнейшем степень спирализации возрастает: нуклеосомная нить, закручиваясь вокруг своей оси, формирует



Б

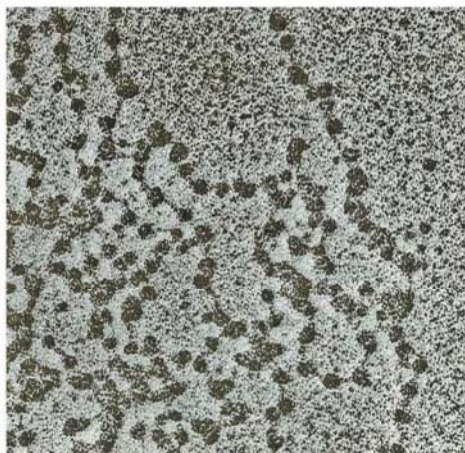


Рис. 3.24. Строение нуклеосомной нити (второй уровень спирализации): А — схема; Б — электронная микрофотография

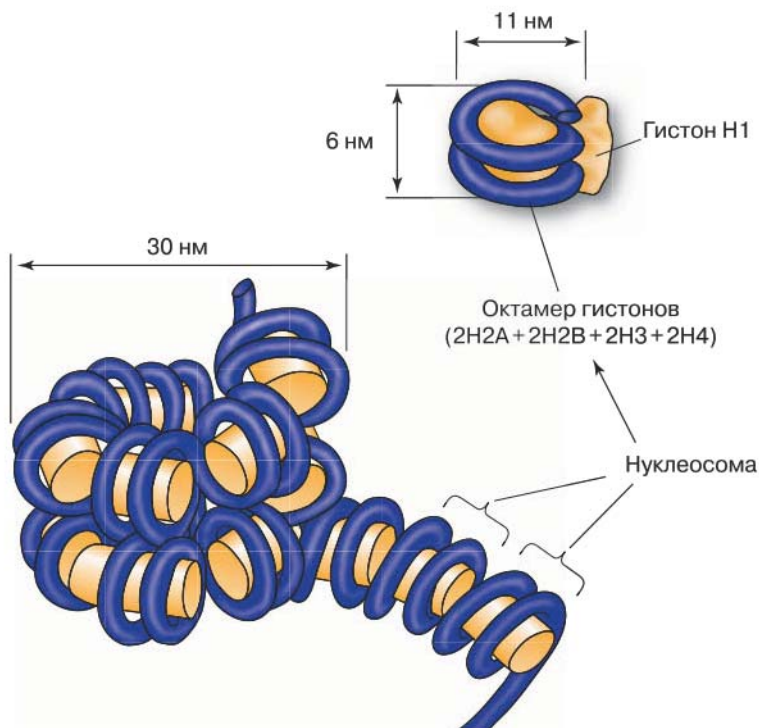


Рис. 3.25. Схема строения хроматиновой фибриллы (третий уровень спирализации)

хроматиновую фибриллу (рис. 3.25). Последняя в результате дальнейшей спирализации образует петлистую структуру, молекула ещё более укорачивается и утолщается (рис. 3.26). Наконец, спирализация достигает максимума, возникает спираль ещё более высокого уровня — суперспираль. При этом молекула ДНК, связанная с различными белками, становится различима в световой микроскоп как вытянутое, хорошо окрашиваемое тельце — *хромосома* (см. рис. 3.26).

Хромосомой можно назвать самостоятельное ядерное тельце вытянутой формы, имеющее *плечи* и первичную перетяжку — *центромеру*. До удвоения в S-периоде митотического цикла хромосома состоит из одной молекулы ДНК — *хроматиды* (однохроматидная хромосома), а после редупликации — из двух хроматид (двуххроматидная хромосома), связанных в области центромеры. Важно отметить, что наблюдать хромосому в состоянии суперспирализации ДНК можно лишь в метафазе митоза или делений мейоза. В другие периоды жизненного цикла клетки хромосомный материал — молекулы ДНК находятся в состоянии меньшей спирализации или деспирализованы, раскручены. Участки молекулы ДНК (хромосомы), полностью деспирализованные из-за своей малой толщины, видны лишь при максимальном увеличении электронного микроскопа.

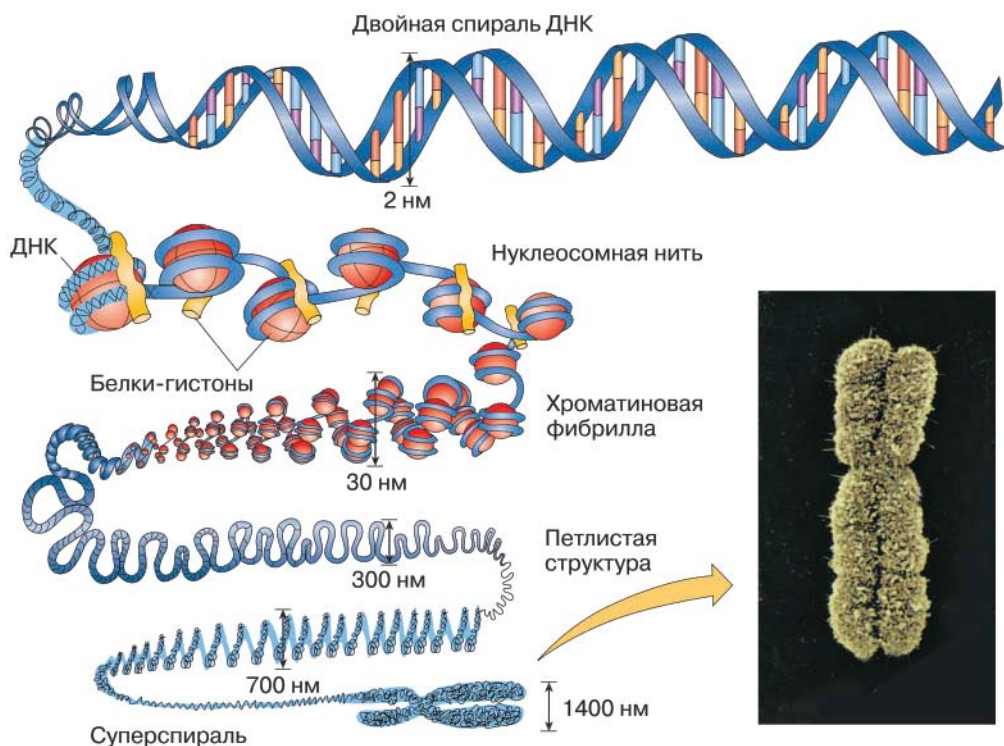


Рис. 3.26. Схема уровней спирализации хромосомного материала (ДНК)

Одной из важнейших функций ДНК можно считать хранение наследственной информации. Каким же образом ДНК обеспечивает эту важнейшую задачу?

Запись генетической информации в молекуле ДНК — генетический код. Всё многообразие жизни обуславливается разнообразием белковых молекул, выполняющих в клетках, тканях и организмах различные биологические функции. Структура белков определяется набором и порядком расположения аминокислот в полипептидных цепях. Именно эта последовательность аминокислот пептидов зашифрована в молекулах ДНК с помощью *генетического кода*. В процессе транскрипции генетический код из кодонов ДНК переводится в последовательность кодонов информационной РНК (рис. 3.27).

В 1954 г. Г. Гамов высказал предположение, что кодирование информации в молекулах ДНК должно осуществляться сочетаниями нескольких нуклеотидов. Для шифровки двадцати различных аминокислот достаточно количество сочетаний нуклеотидов может обеспечить лишь триплетный код, в котором каждая аминокислота шифруется тремя расположенными друг за другом в полинуклеотидной цепи нуклеотидами. В этом случае комбинация из четырёх нуклеотидов образует 64 триплета ($4^3 = 64$).

Первый нуклеотид (5')	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид (3')
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ Фен	УЦУ Сер	УАУ Тир	УГУ Цис	У
	УУЦ Фен	УЦЦ Сер	УАЦ Тир	УГЦ Цис	Ц
	УУА Лей	УЦА Сер	УАА Стоп	УГА Стоп	А
	УУГ Лей	УЦГ Сер	УАГ Стоп	УГГ Три	Г
Ц	ЦУУ Лей	ЦЦУ Про	ЦАУ Гис	ЦГУ Арг	У
	ЦУЦ Лей	ЦЦЦ Про	ЦАЦ Гис	ЦГЦ Арг	Ц
	ЦУА Лей	ЦЦА Про	ЦАА Глн	ЦГА Арг	А
	ЦУГ Лей	ЦЦГ Про	ЦАГ Глн	ЦГГ Арг	Г
А	АУУ Иле	АЦУ Тре	ААУ Асн	АГУ Сер	У
	АУЦ Иле	АЦЦ Тре	ААЦ Асн	АГЦ Сер	Ц
	АУА Иле	АЦА Тре	ААА Лиз	АГА Арг	А
	АУГ Мет	АЦГ Тре	ААГ Лиз	АГГ Арг	Г
Г	ГУУ Вал	ГЦУ Ала	ГАУ Асп	ГГУ Гли	У
	ГУЦ Вал	ГЦЦ Ала	ГАЦ Асп	ГГЦ Гли	Ц
	ГУА Вал	ГЦА Ала	ГАА Глу	ГГА Гли	А
	ГУГ Вал	ГЦГ Ала	ГАГ Глу	ГГГ Гли	Г

Рис. 3.27. Таблица генетического кода в триплетах иРНК

Одним из самых важных этапов в изучении функции нуклеиновых кислот стала расшифровка способа записи информации в ДНК и принцип передачи её на белковую структуру, т. е. формулирование генетического кода. В 1961 г. Ф. Крик и С. Бреннер доказали, что каждой аминокислоте в белке соответствует триплет нуклеотидов. Полностью генетический код, состоящий из 64 кодонов, был установлен в 1966 г. благодаря работам М. Ниренберга, Г. Кораны и С. Очоа.

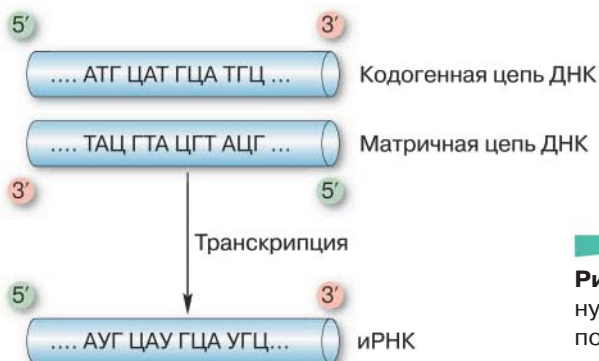


Рис. 3.28. Последовательность нуклеотидов иРНК повторяет последовательность нуклеотидов кодогенной цепи

Генетическим кодом называют принцип записи наследственной информации, который состоит в том, что генетическая информация о структуре белков заключена в ДНК в последовательности нуклеотидов одной из её цепей. Эта цепь получила название *кодогенной*, а комплементарная ей цепь нуклеотидов — *матричной*. На матричной цепи по принципу комплементарности синтезируются молекулы РНК (рис. 3.28).

Оказалось, что из 64 возможных триплетов ДНК 61 триплет кодирует различные аминокислоты, а оставшиеся 3 получили название *бессмысленных* или *нонсенс-триплетов*. Они не шифруют аминокислоты и выполняют функцию знаков препинания (*стоп-триплеты*) при считывании наследственной информации. К ним относятся триплеты АТТ, АЦТ, АТЦ. Кроме этого, существует метиониновый кодон ТАЦ, выполняющий роль ещё и *стартового триплета*, с которого начинается любой ген. Впоследствии при доработке белковой молекулы первая аминокислота метионин удаляется из полипептидной цепи.

Свойства генетического кода. Помимо упомянутой выше, генетический код обладает и другими свойствами. В процессе изучения свойств генетического кода была обнаружена его **специфичность**: каждый триплет способен кодировать только одну определённую аминокислоту. Обращает на себя внимание явная избыточность кода, проявляющаяся в том, что многие аминокислоты шифруются несколькими триплетами (см. таблицу генетического кода). Это свойство триплетного кода, названное **вырожденностью**, имеет очень важное значение, так как возникновение в структуре молекулы ДНК изменений по типу замены одного нуклеотида в полинуклеотидной цепи может не изменить смысла триплета. Возникшее таким образом новое сочетание из трёх нуклеотидов определяет ту же самую аминокислоту.

Установлено полное соответствие, идентичность кода у различных видов живых организмов. Такая **универсальность** генетического кода свидетельствует о единстве происхождения всего многообразия живых форм на Земле, возникших в процессе биологической эволюции.

Незначительные отличия генетического кода обнаружены в ДНК митохондрий некоторых видов. Это не противоречит в целом положению об универсальности кода, но свидетельствует в пользу определённой дивергентности (расхождения) в его эволюции на ранних этапах существования жизни. Расшифровка кода ДНК митохондрий различных видов живых организмов показала, что во всех случаях в митохондриальных ДНК отмечается общая особенность: триплет АЦТ читается как АЦЦ, и поэтому из нонсенс-триплета он превращается в шифр аминокислоты триптофана.

Другие особенности специфичны для различных видов организмов. У дрожжей триплет ГАТ, и, возможно, всё семейство ГА кодирует вместо аминокислоты лейцина — треонин. У млекопитающих триплет ТАГ имеет то же значение, что и ТАЦ, и соответствует аминокислоте метионину вместо изолейцина. Триплеты ТЦГ и ТЦЦ в ДНК митохондрий некоторых видов не определяют какой-либо аминокислоты, становясь нонсенс-триплетами.



Рис. 3.29. Схема соответствия нуклеотидов кодам иРНК

Наряду с триплетностью, вырожденностью, специфичностью и универсальностью важнейшими характеристиками генетического кода являются его **непрерывность** и **неперекрываемость кодонов при считывании**. Это означает, что последовательность нуклеотидов считывается триплет за триплетом без пропусков, при этом соседние триплеты не перекрывают друг друга, т. е. каждый отдельный нуклеотид входит в состав только одного триплета при заданной рамке считывания (рис. 3.29).

Говоря о генетическом коде, мы имели в виду кодирующую цепь ДНК. Такая же последовательность нуклеотидов оказывается и в информационной, или матричной, РНК с учётом замены в полинуклеотидной цепи РНК нуклеотида с азотистым основанием тимин на рибозосодержащий нуклеотид, включающий урацил (У) (см. рис. 3.28).

Триплеты иРНК, соответствующие триплетам ДНК, также называются кодоны. В действительности именно их линейное расположение непосредственно определяет порядок включения аминокислот в синтезируемую на рибосоме полипептидную цепь.

Структурно-функциональная единица наследственной информации — ген. Ген с молекулярно-биологической точки зрения — это участок молекулы ДНК, последовательность нуклеотидов (кодонов) которого определяет последовательность аминокислот в одном полипептиде. В данном случае полипептид — элементарный, наипростейший признак. Однако мы знаем, что многие функционально активные белки, имеющие четвертичную структурную организацию, состоят из нескольких, часто различающихся субъединиц — полипептидов. Например, гемоглобин включает по две α - и β -цепи. Следовательно, за развитие такого более сложного признака отвечает уже не один, а два гена: первый определяет структуру α -цепей, а второй — β -цепей гемоглобина. Рассматривая более сложные признаки, мы понимаем, что в их развитии принимает участие гораздо большее количество генов.

3.2.4.2. Гены, не кодирующие белки

Помимо генов, ответственных за синтез белков, в геноме имеются гены, кодирующие особые молекулы РНК, не являющиеся посредниками в синтезе белка. Для построения полипептидных цепей из аминокислот необходимы небольшие, но многочисленные **транспортные РНК** (тРНК) (рис. 3.32). Рибосомы содержат молекулы **рибосомальных РНК** (рРНК) (рис. 3.30); у прокариот — это три различные молекулы рРНК, а у эукари-

от — четыре. При транскрипции 80—85% общего количества РНК приходится на долю рРНК. Поскольку тРНК и рРНК по сравнению с иРНК живут дольше, большая часть РНК в клетке представлена именно этими формами. В клетках кишечной палочки (*E. coli*) три рРНК и несколько тРНК транскрибируются вместе в виде большой молекулы предшественника, которая затем разрезается на соответствующие более мелкие фрагменты.

Поскольку клетке нужно много тРНК и рРНК, существуют множественные копии этих генов. У эукариот насчитывают до нескольких десятков тысяч генов рРНК.

3.2.4.3. Мобильные генетические элементы

В начале 40-х гг. XX в. американская исследовательница Б. Мак-Клинтон открыла подвижные генетические элементы у кукурузы. К настоящему времени подобные мобильные фрагменты ДНК обнаружены практически у всех исследованных организмов, в том числе и у человека. Они получили название *транспозонов*.

Что же собой представляют эти «блуждающие» по геному транспозоны?

Современные учёные подразделяют перемещающиеся фрагменты ДНК на ряд групп. К одной из них относят ДНК-копии РНК-геномов некоторых вирусов, таких как вирус гепатита С, ВИЧ и других (см. главу 5, с. 193). Таким участкам ДНК учёные дали наименование ретротранспозонов. Встраиваясь в хромосомы эукариотической клетки, они становятся провирусами. Другая группа перемещающихся по хромосомам фрагментов ДНК представлена неинформативными повторами нуклеотидов различной длины.

Характерной чертой транспозонов является присутствие в их составе участка узнавания фермента рестриктазы, разрезающего молекулу ДНК в определённом месте. Присутствие этого элемента и позволяет подвижным генетическим элементам как встраиваться в хромосомы, так и покидать их.

Значение мобильных генетических элементов неоднозначно. Внедрение фрагментов ДНК в хромосомы может вызвать мутации. Так, например, около 80% спонтанных мутаций у мушки-дрозофилы вызвано подобными вставками. Выступая в качестве регуляторов активности генов (энхансеров — см. с. 118), ретротранспозоны могут изменять её, нарушая интенсивность процессов обмена веществ или даже приводя к злокачественному перерождению клетки.

3.2.4.4. Понятие о геноме

В 1920 г. для описания совокупности генов, заключённых в гаплоидном наборе хромосом организмов одного вида, Г. Винклер предложил термин «геном». Первоначальный смысл этого термина указывал на то, что геном, в отличие от генотипа, является генетической характеристикой не только отдельной особи, но и вида в целом и представляет собой как бы «список» генов, имеющихся у данного организма и/или вида.

Сейчас известно, что ДНК — носитель генетической информации у большинства организмов и, следовательно, основа генома. Она включает в себя не только структурные гены, но и регуляторные области. Кроме того, большая часть ДНК эукариотических клеток представлена некодирующими («избыточными») последовательностями нуклеотидов, которые не заключают в себе информации о белках и рибонуклеиновых кислотах. Таким образом, основную часть генома любого организма составляет вся ДНК его гаплоидного набора хромосом.

Однако генетическую информацию в клетках содержат не только хромосомы ядра. Жизненно важная генетическая информация заключена и во внехромосомных молекулах ДНК. У бактерий к таким ДНК относятся плазмиды, а в клетках эукариот это ДНК митохондрий, хлоропластов и других пластид.

В процессе индивидуального развития соматические клетки (от греч. *soma* — тело) могут утрачивать часть генетической информации, полученной с половыми клетками родителей, или, напротив, амплифицировать (избирательно редуплицировать) группы генов и значительно перестраивать исходные гены, как это происходит в лейкоцитах с генами, определяющими структуру иммуноглобулинов.

Следовательно, под геномом организма в настоящее время понимают суммарную ДНК гаплоидного набора хромосом и каждого из внехромосомных генетических элементов, содержащуюся в отдельной клетке зародышевой линии — половой клетке многоклеточного организма. Однако сформулировать определение генома отдельного биологического вида в целом непросто. В таком определении необходимо учитывать прежде всего генетические различия, связанные с полом организма, поскольку мужские и женские половые хромосомы различаются. Другая сложность заключается в наличии громадного числа аллельных вариантов генов и сопутствующих им последовательностей, присутствующих в генофонде популяции и вида в целом. Вот почему говорят лишь об усреднённом геноме, обладающем существенными отличиями от конкретных геномов отдельных особей.

Как видно из таблицы 3.1, размеры геномов организмов различных видов значительно отличаются друг от друга. Причём часто не наблюдается корреляции между уровнем эволюционной сложности биологического вида и размером его генома.

Суммарное количество ДНК в гаплоидном геноме принято обозначать латинским символом *C*. В 1978 г. Т. Кавалье-Смит описал в качестве парадокса наблюдение того, что у эукариот используется лишь незначительная часть последовательностей нуклеотидов генома (у человека около 3% генома). В соответствии с этим не объяснённый до недавнего времени феномен значительной избыточности генома эукариот в отношении некодирующих последовательностей нуклеотидов известен в генетике под названием парадокса *C*.

Структурная организация генома — фундаментальный таксономический признак, лежащий в основе современной систематики всего живого мира.

Таблица 3.1

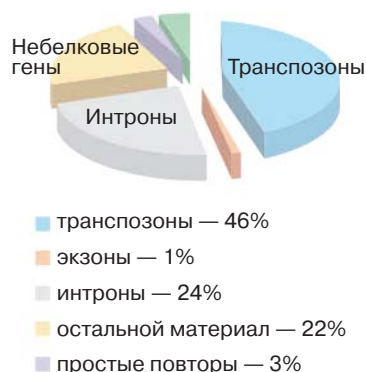
Средний размер гаплоидного генома у некоторых групп организмов

Группа организмов	Средний размер генома, п. о.	Группа организмов	Средний размер генома, п. о.
Мелкие вирусы	$1,0 \times 10^4$	Мышь	$2,6 \times 10^9$
Микоплазмы	$1,6 \times 10^6$	Амфибии бесхвостые	$2,7 \times 10^9$
Бактерии	$2,0 \times 10^6$	Человек	$3,0 \times 10^9$
Грибы	$4,7 \times 10^7$	Костистые рыбы	$1,4 \times 10^{10}$
Птицы	$1,2 \times 10^9$	Растения голосеменные	$1,6 \times 10^{10}$
Рептилии	$1,5 \times 10^9$	Растения покрытосеменные	$2,7 \times 10^{10}$
Моллюски	$1,6 \times 10^9$	Амфибии хвостатые	$3,6 \times 10^{10}$
Насекомые	$2,3 \times 10^9$	Лилия <i>Lilium longiflorum</i>	$1,8 \times 10^{11}$

Примечание: п. о. — пары азотистых оснований, или нуклеотидов; приведены усреднённые данные для систематической группы.

Геном человека. В 2003 г., в канун 50-летнего юбилея открытия Дж. Уотсоном и Ф. Криком структуры молекулы ДНК, завершились работы в рамках международного проекта «Геном человека». Исследуя генетический материал нескольких человек, учёным разных стран, среди которых были и российские исследователи, удалось определить последовательность нуклеотидов во всех хромосомах. Общая картина состава генома человека представлена на рисунке 3.30. Было показано, где и какие гены человека расположены. Оказалось, что структурных генов, определяющих развитие каких-либо признаков, менее 23—25 тыс. Хотя общая картина локализации генов в хромосомах человека в принципе ясна, работа в этом направлении ещё предстоит. Впереди исследования различных вариантов каждого из генов, а также форм и путей взаимодействия; исследование регуляции активности генов как в определении течения физиологических процессов, так и в ходе развития.

Другими, не менее важными свойствами ДНК можно считать способность молекул к удвоению — редупликации (см. с. 175) и участие в обеспечении метаболизма. Реду-

**Рис. 3.30.** Геном человека

пликация ДНК лежит в основе явления наследственности — передачи признаков и свойств из поколения в поколение, а участие ДНК в метаболизме определяет события реализации генетической информации в ходе развития организма.

3.2.4.5. РНК — рибонуклеиновые кислоты

РНК, так же как и ДНК, представляет собой полимер, мономерами которого являются нуклеотиды. Азотистые основания трёх нуклеотидов те же, что входят в состав ДНК (аденин, гуанин, цитозин). Четвёртое основание — урацил — присутствует в молекуле РНК вместо тимина (см. рис. 3.20). Нуклеотиды РНК отличаются от нуклеотидов ДНК и по строению входящего в их состав углевода: вместо дезоксирибозы они содержат другую пентозу — рибозу. В цепочку РНК нуклеотиды соединяются благодаря образованию эфирных связей между рибозой одного и остатком фосфорной кислоты последующего нуклеотида.

РНК выполняют множество функций. Они переносят информацию о последовательности аминокислот в белках, т. е. о структуре белков, от хромосом к месту их синтеза, участвуют в синтезе белков и т. д. По структуре различают двухцепочечные и одноцепочечные РНК. Двухцепочечные РНК — хранители генетической информации у ряда вирусов, т. е. выполняют у них функции хромосом (так называемые РНК-содержащие вирусы).

Существует несколько видов одноцепочечных РНК. Их названия обусловлены выполняемой функцией или местонахождением в клетке.

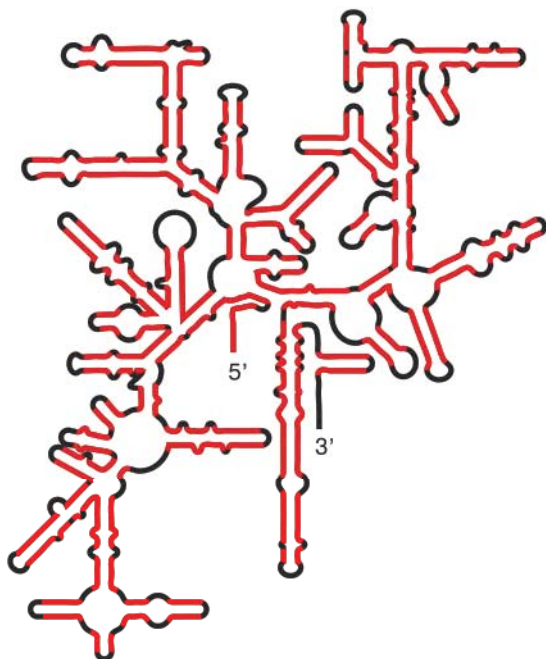


Рис. 3.31. Схема строения одного из видов рибосомальной РНК. В состав рибосом прокариот входят три различные рРНК, эукариот — четыре

Большую часть РНК цитоплазмы (до 80—90%) составляет **рибосомальная РНК (рРНК)**, содержащаяся в рибосомах. Молекулы рРНК относительно невелики и состоят из 3—5 тыс. нуклеотидов (рис. 3.31).

Другой вид — **информационные (иРНК), или матричные (мРНК), РНК**, переносящие к рибосомам информацию о последовательности аминокислот в белках, которые должны синтезироваться в клетке. Размер этих РНК зависит от длины участка ДНК, на котором они синтезированы. Молекулы иРНК, как правило, состоят из 300—30 000 нуклеотидов.

В начале 80-х гг. прошлого века в США было сделано сенсационное открытие, осуществившее революцию в биохимии и молекулярной биологии: учёные выяснили, что некоторые РНК могут быть специфическими катализаторами биохимических реакций. Их назвали **каталитическими РНК**. По аналогии с белками-ферментами — **энзимами** — каталитические РНК были названы **рибозимами** (рис. 3.32). По-видимому, почти все рибозимы, естественно существующие в живой природе в клетках современных организмов, так или иначе участвуют в процессах, связанных с превращениями полинуклеотидных цепей самих РНК. Однако оказалось возможным создавать и искусственные рибозимы с более широким спектром катализируемых реакций. Кроме того, как выяснилось, каталитический центр рибосомы, где происходит трансляция, формируется определённым участком рибосомальной РНК без принципиального участия рибосомных белков, т. е. имеет рибозимную природу.

Регуляторные РНК встречаются достаточно часто, однако их значение в настоящее время недостаточно изучено. По-видимому, регуляторные

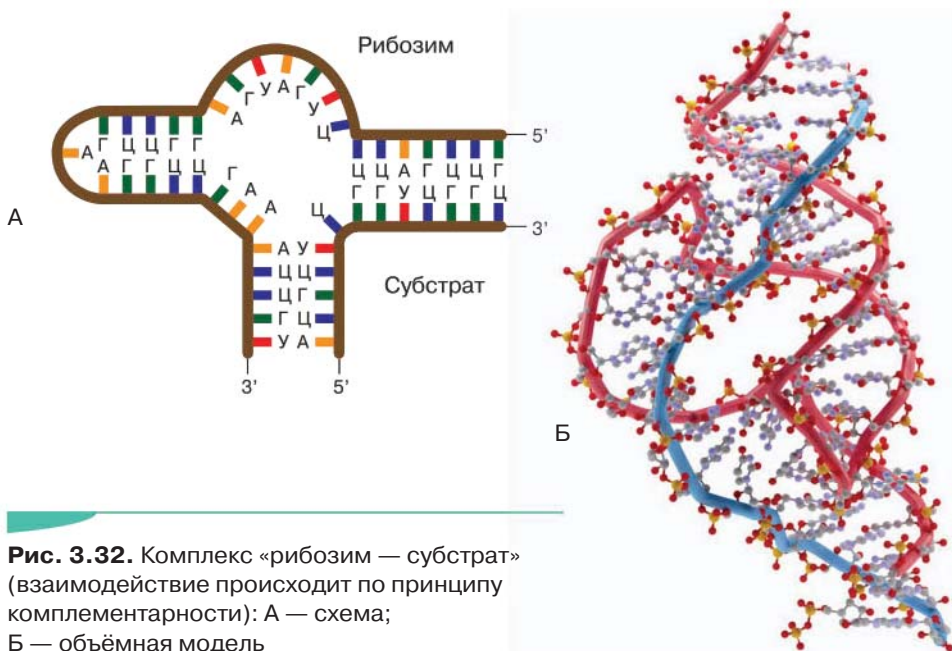


Рис. 3.32. Комплекс «рибозим — субстрат» (взаимодействие происходит по принципу комплементарности): А — схема; Б — объёмная модель

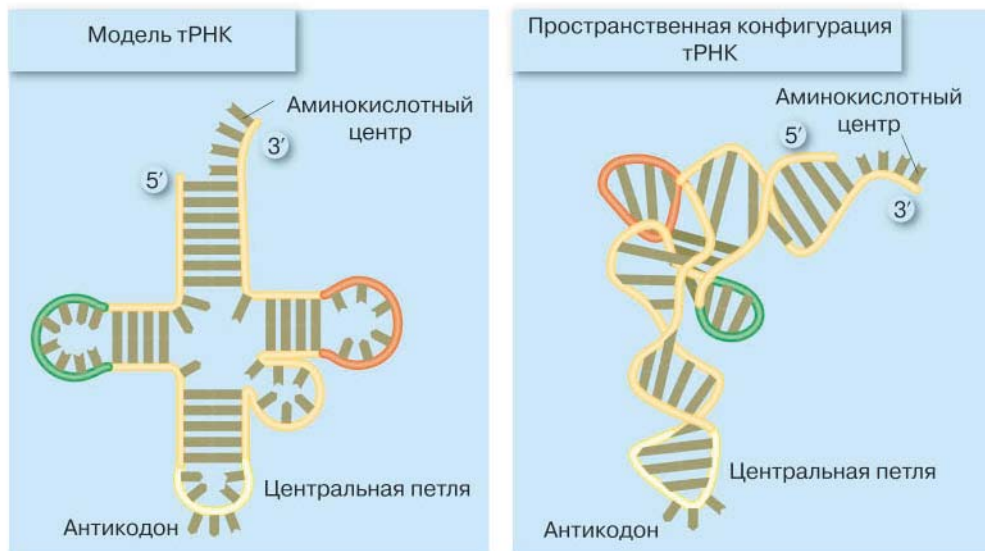


Рис. 3.33. Схема строения транспортной РНК

РНК, а точнее, их комплексы с белками — рибонуклеопротеиды, играют значительную роль в обеспечении процессов транскрипции и трансляции. Так, например, терминирующим фактором, завершающим трансляцию, является рибонуклеопротеид, комплементарно связывающийся со стоп-кодоном молекулы иРНК. В результате этого трансляция прекращается и комплекс «рибосома — иРНК — пептид» распадается.

Транспортные РНК могут состоять из 74—95 нуклеотидов. В любой клетке имеется большое количество различных видов тРНК. Например, у человека их структура определяется более чем 1300 генами. Любая тРНК за счёт образования участков комплементарного соединения в пределах одной полинуклеотидной цепи формирует универсальную пространственную структуру, называемую «листом клевера» (рис. 3.33). Каждая молекула тРНК имеет два активных центра. Один — *акцепторный* — связывает определённую аминокислоту, а другой, состоящий из трёх последовательно расположенных нуклеотидов, — *антикодон* — соединяется по принципу комплементарности с кодоном иРНК. Количество видов тРНК превышает число аминокислот, включающихся в белки, и, таким образом, имеется несколько тРНК практически для каждой аминокислоты. Они доставляют аминокислоты к месту синтеза белка, «узнают» (по принципу комплементарности) триплет иРНК, соответствующий переносимой аминокислоте, и осуществляют точную ориентацию аминокислоты на рибосоме.

В следующей главе мы познакомимся с тем, как нуклеиновые кислоты ДНК и РНК участвуют в реализации наследственной информации и обеспечивают процессы обмена веществ в организме.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Нуклеиновые кислоты преимущественно локализованы в клеточном ядре.
- Дезоксирибонуклеиновая кислота — нерегулярный линейный полимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепей.
- Наследственная информация заключена в последовательности нуклеотидов ДНК.
- Редупликация ДНК обеспечивает передачу наследственной информации из поколения в поколение.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое нуклеиновые кислоты?
- 2 Какие простые органические соединения служат элементарной составной частью нуклеиновых кислот?
- 3 Охарактеризуйте типы нуклеиновых кислот.
- 4 Чем различается строение молекул ДНК и РНК?
- 5 Перечислите и раскройте функции ДНК.
- 6 Какие виды РНК имеются в клетке?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 В чём заключается биологическая роль двухцепочечности молекул ДНК, выполняющих функции хранителя наследственной информации?
- 2 Какова сущность процесса передачи наследственной информации из поколения в поколение и из ядра в цитоплазму к месту синтеза белка?

Обзор пройденного материала главы 3

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

В состав молекул живого вещества входят практически все химические элементы, но на 98% органические молекулы состоят из С, Н, О, N, S и Р.

Вода как полярный растворитель служит средой, где протекают все биохимические превращения. Она является продуктом (реакции дегидратации) и компонентом (реакции гидратации) реакций; в известной мере служит терморегулятором. Именно с водой в организм поступает подавляющее большинство веществ, а также удаляются продукты обмена веществ.

Большая часть неорганических соединений находится в клетке в виде солей калия, натрия и кальция. Катионы и анионы обеспечивают множество функций, среди которых проницаемость клеточных мембран и проведение нервного импульса по нервным волокнам.

Нерегулярные линейные биологические полимеры белки включают 20 различных аминокислот и часто представляют собой цепь из нескольких сотен звеньев. Для них характерны четыре уровня организации: первичная, вторичная, третичная, а для некоторых и четвертичная структурная организация. Все уровни структурной организации белковой молекулы определяются генотипом. Белки выполняют множество функций, среди которых наиболее важны каталитическая и пластическая. Биологические катализаторы — ферменты обеспечивают протекание практически всех биохимических превращений в организме. В качестве структурных компонентов белковые молекулы участвуют в образовании рибосом и неклеточного матрикса. Не менее важны и защитная (формирование антител) и регуляторная (белковые и пептидные регуляторы и гормоны) функции.

Углеводы — моносахариды и полисахариды — главным образом являются источником энергии для химических процессов, протекающих в организме. У растений и прокариот полисахарид целлюлоза входит в состав клеточных стенок.

Жиры составляют основу всех биологических мембран клеток как прокариотических, так и эукариотических организмов. Важна также энергетическая роль липидов и их способность растворять гидрофобные соединения.

Дезоксирибонуклеиновая кислота — биологический полимер, мономером которого является нуклеотид. ДНК — хранитель наследственной информации — участвует в её передаче из поколения в поколение и к месту синтеза белка.

Дезоксирибонуклеиновая кислота — двуцепочечный биологический полимер, мономером которого являются нуклеотиды, содержащие пентозу — дезоксирибозу, азотистое основание (аденин или тимин, гуанин или цитозин) и остаток фосфорной кислоты. Нуклеотиды связаны друг с другом в полинуклеотидную цепь эфирными связями, а сами полинуклеотидные цепи соединены водородными связями между азотистыми основаниями по принципу комплементарности. ДНК — хранитель наследственной информации; она заключена в последовательности её нуклеотидов; участвует в передаче наследственной информации из поколения в поколение за счет редупликации и последующего распределения копий ДНК между дочерними клетками (организмами). Процесс транскрипции обеспечивает передачу информации в цитоплазму к месту синтеза белка.

Рибонуклеиновые кислоты осуществляют реализацию наследственной информации и играют важную роль в регуляции работы генома.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Химико-биологические знания позволяют вам стать первоклассными специалистами в области современной химии, химической технологии, биологии, биологической химии, медицины, фармакологии, сельского хозяйства, животноводства, материаловедения, техники и других областях человеческой деятельности, включая живопись и другие виды искусства. Если вы собираетесь стать врачом, агрономом, технологом, если вы хотите знать, в чём заключается работа судмедэксперта, как вылечить любимого щенка или котёнка, какой крем лучше подходит для вашего типа кожи и многое другое, вам необходимо подробно представлять себе, какова биохимическая организация живых организмов.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Что является наследственным материалом у некоторых вирусов, не содержащих ДНК? Как происходит реализация наследственной информации этих организмов?
2. Почему и в каких случаях у некоторых животных основным источником энергии является не глюкоза, а жир?
3. Каково значение витаминов и других низкомолекулярных органических соединений в жизнедеятельности организмов?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Каковы пути решения задач в области генетической инженерии, существующие в настоящее время?
2. Как можно использовать каталитические функции белковых молекул в народном хозяйстве?

ЗАДАНИЯ

1. Охарактеризуйте свойства генетического кода.
2. Каковы пути передачи наследственной информации в биологических системах?
3. Составьте словарь терминов, упомянутых в главе 3.

Реализация наследственной информации. Метаболизм

Рост, размножение, подвижность, возбудимость, способность реагировать на изменение внешней среды – все эти свойства живого в конечном счёте неразрывно связаны с определёнными химическими превращениями, без которых ни одно из этих проявлений жизнедеятельности не могло бы осуществиться.

В. А. Энгельгардт



В клетках непрерывно идут процессы биологического синтеза. С помощью ферментов из низкомолекулярных веществ образуются сложные высокомолекулярные соединения: из аминокислот синтезируются белки, из моносахаридов – сложные углеводы, из азотистых оснований и сахаров – нуклеотиды, а из них – нуклеиновые кислоты. Совокупность реакций биосинтеза называют пластическим обменом или ассимиляцией. Процессом, противоположным синтезу, является диссимиляция – совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биологического синтеза.

Биосинтетические реакции отличаются видовой и индивидуальной специфичностью. Структура синтезируемых крупных органических молекул определяется последовательностью нуклеотидов в ДНК, т. е. генотипом. Обменные процессы обеспечивают гомеостаз. Этой задаче подчинены и процессы синтеза – пластический обмен и реакции распада, в результате которых высвобождается энергия, содержащаяся в макроэргических связях АТФ. Синтезированные вещества используются в процессе роста для построения клеток и их органелл и для замены израсходованных или разрушенных молекул. Все реакции синтеза идут с поглощением энергии.

.....

4.1. Анаболизм

Совокупность реакций биологического синтеза называется пластическим обменом или *анаболизмом* (от греч. *anabole* — подъём). Название этого вида обмена отражает его сущность: из простых веществ, поступающих в клетку извне, образуются вещества, подобные веществам клетки (белки, углеводы, жиры и др.), т. е. происходит ассимиляция.

Все процессы метаболизма в клетке и целом организме протекают под контролем наследственного материала. Можно сказать, что все они являются результатом реализации генетической информации, имеющейся в клетке.

Вскоре после открытия структур ДНК и расшифровки генетического кода в 1958 г. Френсисом Криком была сформулирована Центральная догма молекулярной биологии, отражающая направление потока информации в биологических системах. Передача генетической информации последовательно от ДНК к РНК и затем от РНК к белку является универсальным для всех без исключения клеточных организмов и лежит в основе биосинтеза макромолекул. Репликации генома соответствует информационный переход ДНК → ДНК. В природе встречаются также переходы РНК → РНК и РНК → ДНК (например, у некоторых вирусов), а также изменение конфигурации белков, передаваемое от одной молекулы к другой молекуле сходного белка (см. *Прионы*). В настоящее время Центральную догму моле-



Рис. 4.0. Схема, отражающая Центральную догму молекулярной биологии

кулярной биологии можно отобразить схемой, представленной на рисунке 4.0.

В любом организме, будь то клетка прокариот, гриба, растения или животного, включая и человека, наследственная информация реализуется по нижеприведённой схеме (рис. 4.01). На базе генома в результате многочисленных и сложных взаимодействий генов синтезируется определённое количество РНК в процессах трансляции — формируется **транскриптом**. На его основе образуются многочисленные ферменты, структурные и другие белки, составляющие **протеом**. Каталитические и регуляторные РНК и вся совокупность белков обеспечивают всю совокупность реакций обмена веществ — **метаболизм**.

Рассмотрим отдельные процессы обмена веществ у животных и растений и прокариот.



Рис. 4.01. Схема, отражающая состав генома человека

4.1.1. Регуляция активности генов

Как уже упоминалось ранее, все структурообразовательные процессы и реакции обмена веществ осуществляются благодаря экспрессии тех или иных генов. Экспрессией называют активацию гена, в результате чего синтезируется РНК. Именно продукты множества генов — РНК и белки осуществляют весь комплекс структурно-функциональных событий, происходящих в каждой клетке, ткани и организме в целом.

При этом надо отметить, что процессы, осуществляемые, скажем, в печени, резко отличаются от событий, имеющих место в то же самое время, но уже в клетках центральной нервной системы или в мышечных волокнах, клетках кожи и других тканей. Различия в характере превращения веществ в различных типах клеток зависят от тех генов, которые в данный момент «работают», т. е. экспрессированы в данном типе клеток. Избирательная, дифференциальная активность генов в разных типах клеток как во времени, так и в пространстве зависит от состояния организма, от влияния на него факторов окружающей среды и определяется деятельностью регуляторных систем организма.

Следовательно, в начале ответной реакции организма на внешние воздействия лежит регуляция активности генов, направленная на инициацию процессов, лежащих в основе поддержания гомеостаза.

Рассмотрим регуляторные воздействия на наследственный аппарат клетки, приводящие к тем или иным последствиям в ходе реакции обмена веществ. Начнём с наиболее простых ситуаций, связанных с метаболизмом у прокариот.

4.1.1.1. Регуляция активности генов прокариот

Отсутствие ядерной оболочки является внешним проявлением организации генома прокариот, построенного очень компактно и представляющего собой одну кольцевую молекулу ДНК, а также ДНК плазмид, не образующих связей с гистоновыми и другими белками (см. с. 339, рис. 11.12). Гены прокариот представляют собой сплошную информационную последовательность нуклеотидов; количество некодирующих участков в кольцевой хромосоме весьма незначительно. Такая простота строения генома прокариот может быть объяснена их несложным жизненным циклом (рис. 4.2).

Для прокариотических организмов характерны два основных типа регуляции генной активности.

Многие гены, являясь как бы «генами домашнего хозяйства», активны постоянно, и скорость их транскрипции зависит только от общего состояния клетки. Эти гены кодируют структурные белки и ферменты, всегда необхо-

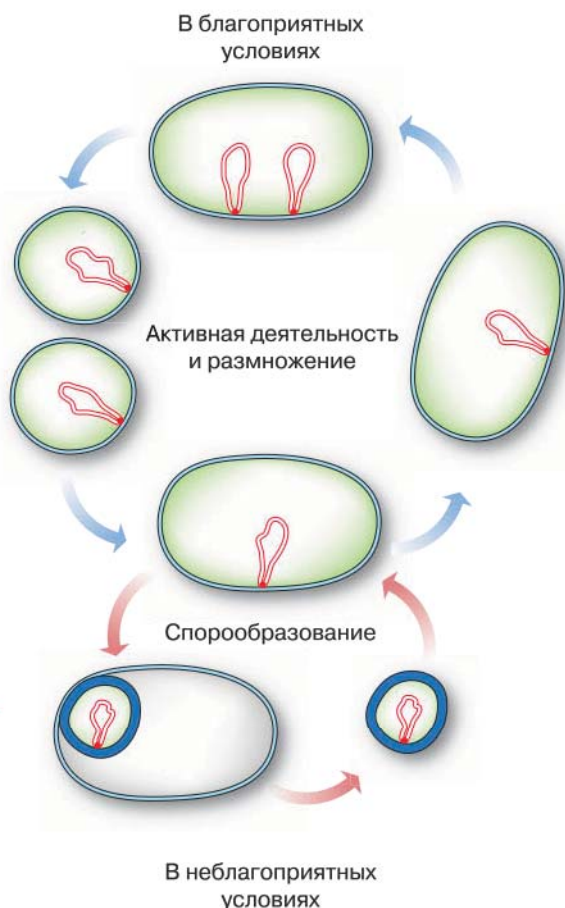


Рис. 4.2. Схема жизненного цикла бактериальной клетки. Жизненный цикл прокариот не богат событиями. Он включает активную фазу и образование спор в неблагоприятных условиях



Рис. 4.3. Схема строения оперона

димые в клетке. Их называют конститутивными генами. Например, для кишечной палочки такими генами являются последовательности ДНК, определяющие структуру ферментов, расщепляющих глюкозу, а также РНК-полимераза, обеспечивающая процесс транскрипции. Однако в различных условиях существования или в разные периоды жизненного цикла в клетке синтезируется неодинаковое количество фермента РНК-полимеразы, имеющего большее или меньшее сродство (способность соединяться) с одним или другими генами. РНК-полимераза считывает только «нужные» в данный момент гены и в результате преимущественно образуются ферменты, соответствующие обычному активному состоянию клетки, процессу споруляции или размножению.

В подавляющем большинстве случаев у бактерий, катализирующих каскад последовательных реакций, гены ферментов объединяются в одну структурно-функциональную единицу — *оперон* (рис. 4.3). Оперон включает несколько структурных генов, обеспечивающих превращение какого-либо вещества (например, лактозы) через ряд промежуточных соединений в конечный продукт. Структурный ген, определяющий последовательность аминокислот в одном белке-ферменте (или субъединице фермента), называют цистроном.

Помимо указанных генов, оперон включает и регуляторные области. Среди них промотор — место связывания РНК-полимеразы и оператор — участок ДНК, служащий для специфического соединения с белком-репрессором, препятствующим считыванию информации. Сам белок-репрессор кодируется специальным геном-регулятором, обычно не входящим в состав оперона. Для разных оперонов существуют различные белки-репрессоры и соответственно неодинаковые гены-регуляторы. Принцип экспрессии (или репрессии) оперона состоит в том, что на присоединение (или отсоединение) белка-репрессора к оператору влияют продукты той метаболической цепи реакций, ферменты которой кодируются данным опероном. Это определяет возможность существования по крайней мере двух типов оперонов, в одном из них продукт активирует репрессор (экспрессия оперона прекращается), а в другом, напротив, подавляет (при этом оперон экспрессируется). Первый тип регуляции активности оперонов характерен, как правило, для реакций биосинтеза, а второй — для катаболических процессов.

Рассмотрим более подробно работу оперона, стимулируемого продуктами обменных процессов, так называемого *индуцибельного* оперона (рис. 4.4). Примером такого рода оперонов является лактозный оперон, или Лас-оперон, открытый в 1961 г. французскими микробиологами Ф. Жакобом и Ж. Моно.

При отсутствии лактозы в среде обитания бактерии ферменты, расщепляющие лактозу, не вырабатываются, так как белок-репрессор тесно связан с геном-оператором и РНК-полимераза не имеет возможности преодолеть участок, занятый репрессором, а значит, и считывать структурные гены. Появление в клетке лактозы приводит к связыванию части её молекул с белком-репрессором, в результате чего он утрачивает возможность удерживаться на операторе. При этом РНК-полимераза беспрепятственно минует участок гена-оператора и осуществляет транскрипцию структурных генов, ответственных за синтез ферментов, обеспечивающих расщепление молочного сахара.

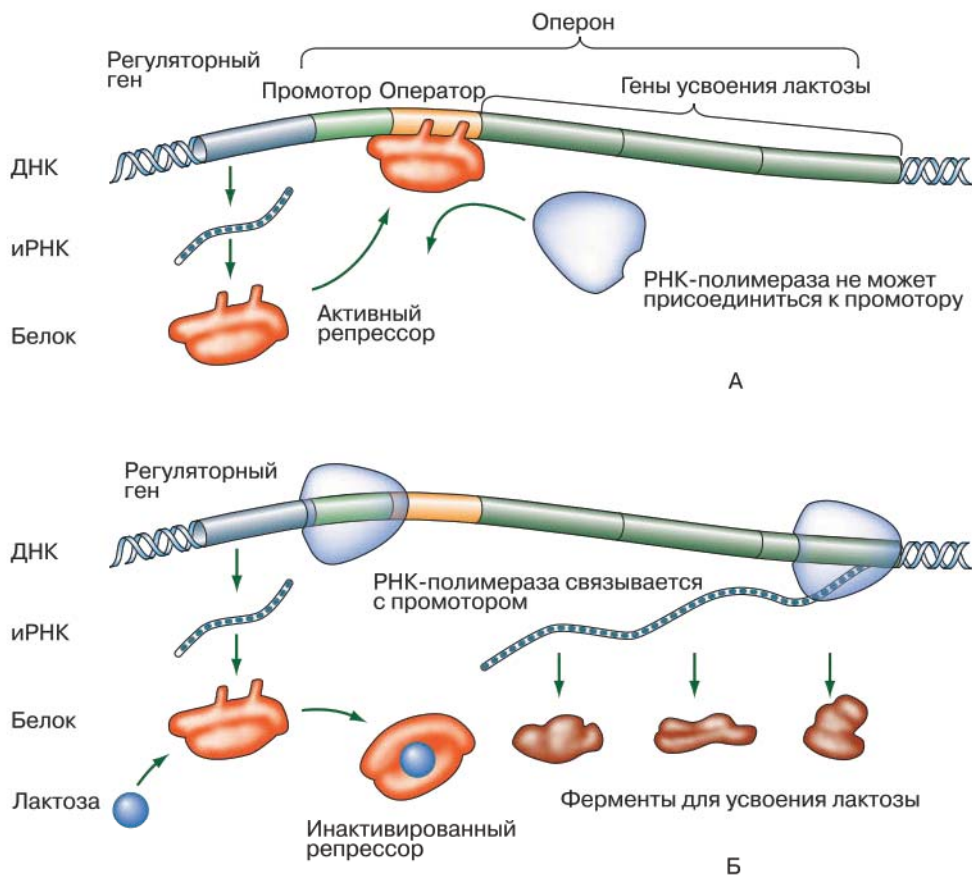


Рис. 4.4. Принцип работы индуцибельного лактозного оперона (Лас-оперон): А — заблокированный оперон; Б — работающий оперон

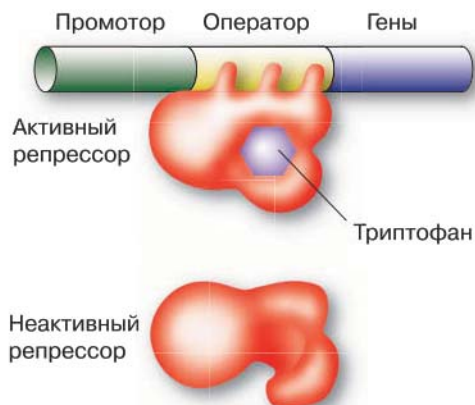


Рис. 4.5. Принцип работы репрессибельного триптофанового оперона (Trp-оперон)

Опероны другого типа — *репрессибельные* — регулируются иначе. Примером такого рода оперонов может служить триптофановый оперон, или Trp-оперон (рис. 4.5). Довольно редкая аминокислота триптофан синтезируется в самой клетке. Если в цитоплазме ощущается её дефицит, то белок-репрессор не может связаться с оператором. РНК-полимераза, не встречая препятствий перед структурными генами, определяющими структуру ферментов, образующих триптофан, транскрибирует их, и в результате в клетке синтезируется триптофан. Появление вновь образованного триптофана в достаточных количествах приводит к соединению его с белком-репрессором, в этом случае прочно связывающимся с оператором триптофанового оперона. Для продвижения РНК-полимеразы по молекуле ДНК возникает непреодолимое препятствие, структурные гены прекращают экспрессироваться и триптофан в клетке больше не образуется. Так продолжается до тех пор, пока в клетке вновь не возникнет дефицит аминокислоты в результате её включения в синтезируемые белки.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Все обменные процессы, происходящие в клетке, протекают под контролем генетического аппарата.
- Экспрессией гена называют его активацию, в результате чего происходит синтез иРНК.
- Репрессией гена называют прекращение считывания информации в виде иРНК.
- В составе ответной реакции организма на внешние воздействия лежит регуляция активности генов.
- Для прокариотических организмов характерна оперонная регуляция активности генов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое дифференциальная активность генов?
- 2 Какова принципиальная структура оперона бактериальных клеток?
- 3 Охарактеризуйте работу оперона в обеспечении процессов расщепления веществ.
- 4 Опишите процесс регуляции активности оперона, обеспечивающего биосинтез веществ в бактериальной клетке.

4.1.1.2. Регуляция активности генов эукариот

Клетки эукариот содержат оформленное (ограниченное оболочкой) ядро, и их генетический материал представлен линейными молекулами ДНК-хромосомами, причём каждая из них у большинства эукариот имеет пару. Как у прокариотических, так и у эукариотических организмов все гены располагаются линейно, друг за другом, в составе отдельных молекул ДНК-хромосом и, как правило, не перекрываются. У эукариот практически отсутствуют полицистронные гены, считываемые единым проходом РНК-полимеразы по ДНК-матрице, как в опероне у прокариот. Это не касается лишь генов тРНК, рРНК и гистоновых белков. В других случаях участок молекулы ДНК определяет структуру одного полипептида или молекулы РНК.

Для того чтобы экспрессия гена была регулируемой, он должен содержать индивидуальную регуляторную метку, по которой регулирующие системы клетки или организма могли бы оказать на него необходимое воздействие. В соответствии с этим положением любой ген состоит из двух основных частей — последовательностей нуклеотидов — структурной и регуляторной (рис. 4.6, 4.7).

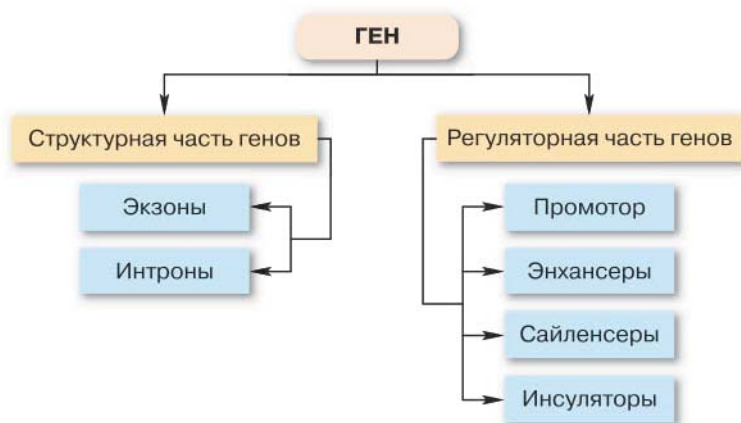


Рис. 4.6. Схема строения гена эукариота

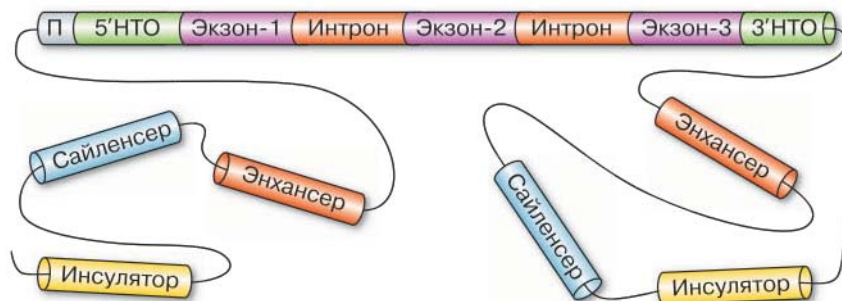


Рис. 4.7. Структура гена эукариота

Структурная часть гена. При изучении первичной структуры, т. е. последовательности нуклеотидов, генов, выяснилось, что в них, наряду с участками, кодирующими специфичный для этого гена полипептид, имеются неинформативные участки, т. е. они, подобно межгенным спейсерам — участкам между генами, не содержат генетической информации. Некодирующие участки получили название *интронов*, а кодирующие — *экзонов*. Такой тип структурной организации обнаружен для множества генов, локализованных в хромосомах эукариот, для некоторых генов внутриклеточных органелл эукариот — пластид и митохондрий, а также для генов некоторых РНК- и ДНК-содержащих вирусов, поражающих эукариотические клетки. У бактерий интронов в генах нет. Нет их и в генах вирусов бактерий — бактериофагов.

Число и внутригенная локализация интронов специфичны для каждого гена, что становится очевидным в результате сравнения организации гомологичных генов, отвечающих за развитие одинаковых признаков у разных видов. Некоторые гены содержат только один-два интрона, но часто их значительно больше. Так, например, в гене овальбумина курицы 7 интронов, в гене сывороточного альбумина крысы их 13, а один из генов коллагена курицы имеет 51 интрон. По результатам международного проекта «Геном человека» число интронов на один экзон составило в среднем 4—8.

Экзоны имеют, как правило, небольшую длину. В то же время длина интрона может быть разной — от нескольких десятков пар нуклеотидов до многих тысяч. Таким образом, общая длина всех интронов часто значительно превышает суммарную длину экзонов. Интроны транскрибируются наравне с экзонами, так что пре-иРНК содержит участки, транскрибированные как с экзонов, так и с интронов.

Последовательности нуклеотидов в экзонах консервативны, а в интронах сильно варьируют. Между интронами одних и тех же генов гомология не найдена, по-видимому, из-за того, что интроны не подвержены естественному отбору, при этом они и более изменчивы, чем экзоны. А вот при сравнении последовательностей нуклеотидов в экзонах одних и тех же генов у разных видов находят высокую гомологию.

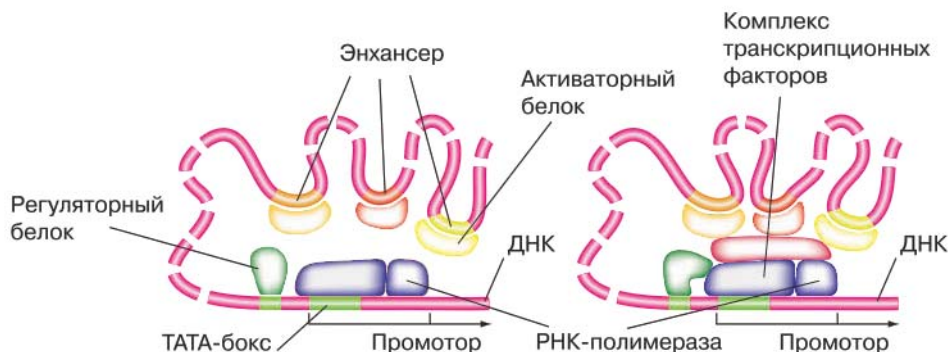


Рис. 4.8. Участие энхансеров в активации комплекса транскрипционных факторов: ТАТА-бокс — специфическая последовательность нуклеотидов в промоторных областях генов эукариот, выполняющая регуляторную функцию

Говоря об избыточности генома в целом, мы можем прийти к заключению, что эукариотический ген находится в окружении целого ряда некодирующих последовательностей нуклеотидов ДНК, размеры которых во много раз превышают протяжённость информативного участка цепи ДНК. Учёные полагают, что неинформативные участки хромосом выполняют регуляторную функцию.

Регуляторная часть гена. Регуляторная часть гена обеспечивает первые этапы реализации генетической информации, заключённой в структурной части гена, которая, в свою очередь, содержит информацию о структуре конкретных РНК или белков. Поэтому размер гена складывается из размеров его структурной и регуляторной частей. Однако определить протяжённость гена не так просто, особенно в случае генов эукариот.

Как и у прокариот, информативной части генов эукариотических организмов предшествует *промотор* — место связывания РНК-полимеразы с ДНК. Однако структура этого участка у эукариот значительно сложнее. Он имеет ряд закономерно повторяющихся одинаковых (обязательных) и различающихся у разных промоторов последовательностей, что приводит к различной интенсивности их связывания с белками, обеспечивающими транскрипцию. Наличие промотора обязательно для присоединения РНК-полимеразы, связывания белков — регуляторов транскрипционного комплекса, потому что только при формировании такого комплекса (рис. 4.8) становится возможным считывание информации со структурного гена.

Отдельные элементы регуляторной области генов, называемые *энхансерами*, могут располагаться перед структурной частью гена, позади неё или даже в ней самой. Вопрос о функциональном назначении этих участков молекулы ДНК окончательно не решён. Известно лишь, что энхансеры участвуют в формировании комплекса транскрипционных факторов. Другие регуляторные участки — *инсуляторы* (от англ. *insulate* — изолировать, отделять) разграничивают соседние участки, содержащие структурные и регу-

ляторные гены, препятствуя «чужим» энхансерам экспрессировать не свои гены (рис. 4.9). Инсуляторы обнаружены, например, в системе глобиновых генов человека, у дрозофилы и других организмов.

На функционирование генов оказывают влияние очень многие белки и рибонуклеопротеиды. Причём это влияние не укладывается в те относительно простые схемы оперонной регуляции, которые наблюдаются у прокариотических организмов. Так, в последние годы выявлено и описано большое количество белков, обладающих свойствами транскрипционных факторов или репрессоров. При этом они вступают в разнообразные взаимоотношения друг с другом, а также с прочими веществами, от чего зависит конечное влияние этих белков на активность генов — их экспрессия или, наоборот, репрессия.

Иными словами, подобно сложной сети из множества метаболических превращений, в клетках эукариот имеется не менее сложная система регуляторных взаимоотношений. Полной картины её пока ещё нет, но отдельные факты уже известны. В данную схему вовлечены не только белки, непосредственно взаимодействующие с ДНК, но и многие другие вещества — внеклеточные сигнальные вещества, в том числе гормоны, клеточные, внутриклеточные и ядерные рецепторы, внутриклеточные посредники — медиаторы. По этим причинам регуляторные взаимоотношения в геноме эукариот требуют отдельного рассмотрения и глубоких знаний в области биохимии и молекулярной биологии. Здесь же мы кратко остановимся только на моментах, касающихся ДНК-связывающих белков, выступающих в качестве активаторов или репрессоров генов.

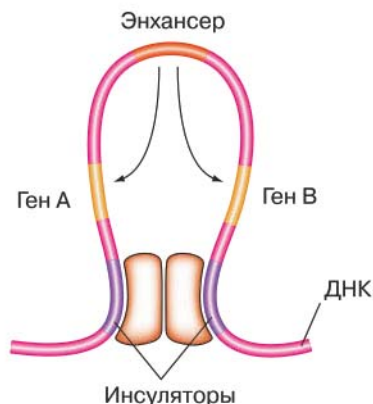


Рис. 4.9. Принцип работы инсуляторов — обеспечение избирательной деятельности энхансеров

4.1.1.3. Механизм инициации транскрипции генов эукариот

Транскрипция (от лат. *transcriptio* — переписываю) представляет собой процесс перевода наследственной информации из последовательности ДНК в последовательность нуклеотидов РНК. Осуществляется она путём комплементарного синтеза РНК на матричной цепи ДНК. Образование молекулы РНК на матричной цепи ДНК по принципу комплементарности так же, как и при редупликации, называют *матричным синтезом*.

У бактерий РНК-полимераза «узнаёт» правильное место на промоторе и непосредственно связывается с ДНК. У эукариот для образования основного инициаторного комплекса на ДНК, необходимого для всех генов, требуется ряд белков — *общих факторов транскрипции*, присутствующих в любой клетке.

Однако, как уже отмечалось, существуют различные гены. Некоторые из них, например гены «домашнего хозяйства», экспрессируются постоянно, другие — тканеспецифичные — экспрессируются только в определённых клетках, третьи — индуцибельны (например, специфические гены, транскрипция которых активируется стероидными гормонами). Как же осуществляются все эти типы регуляции? Здесь мы рассмотрим специфические факторы транскрипции, комбинирующиеся с энхансерами и элементами, расположенными перед стартовой точкой, т. е. началом транскрипции.

Транскрипционные факторы. Все гены в отсутствие факторов транскрипции находятся в «выключенном», или репрессированном, состоянии, так как гистоновые белки, образующие нуклеосому, блокируют область промотора.

В активации одного и того же гена могут участвовать различные молекулы. Прежде всего к ним относят факторы, связывающиеся с участками, расположенными перед стартовой точкой. Они есть во всех клетках, и конститутивно (обязательно) экспрессирующиеся гены могут нуждаться только в них.

В других случаях молекулы транскрипции связываются с удалёнными регуляторными элементами и участвуют в формировании комплекса в результате образования петли ДНК. Каждый такой белок имеет по меньшей мере два участка связывания: один — с ДНК, а другой — с белками, участвующими в формировании транскрипционного комплекса.

Каким же образом осуществляется избирательный контроль экспрессии генов? Это функция отрезков ДНК, расположенных в разных участках хромосомы. Даже на расстоянии нескольких тысяч пар оснований они могут влиять на транскрипцию гена. Например, присутствие в ДНК удалённого энхансера увеличивает в сотни раз интенсивность транскрипции гена. Так, ген β -глобина экспрессируется только в незрелых эритроцитах. Его транскрипция зависит от связывания ДНК в области промотора со специальным белком — активатором, присутствующим только в клетках этого типа.

Регуляция скорости транскрипции индуцибельного гена осуществляется иным способом. В клетках-мишенях присутствуют *неактивные факторы транскрипции*. Они не способны самостоятельно связываться с соответствующими элементами ДНК. Стероидный гормон (это может быть, например, какой-либо гормон коры надпочечников или половой гормон), поступающий в клетку, активируя этот фактор, определяет связывание с ДНК, РНК-полимеразой и всем комплексом, вызывающим активацию транскрипции.

Основной вопрос — каким образом взаимодействие факторов транскрипции и инициаторного комплекса регулирует инициацию — остаётся пока без ответа. Важное свойство регуляции экспрессии генов эукариот — её высокая гибкость, т. е. многие вещества могут внести свой вклад в регуляцию транскрипции при условии наличия для них соответствующего участка связывания на молекуле ДНК.

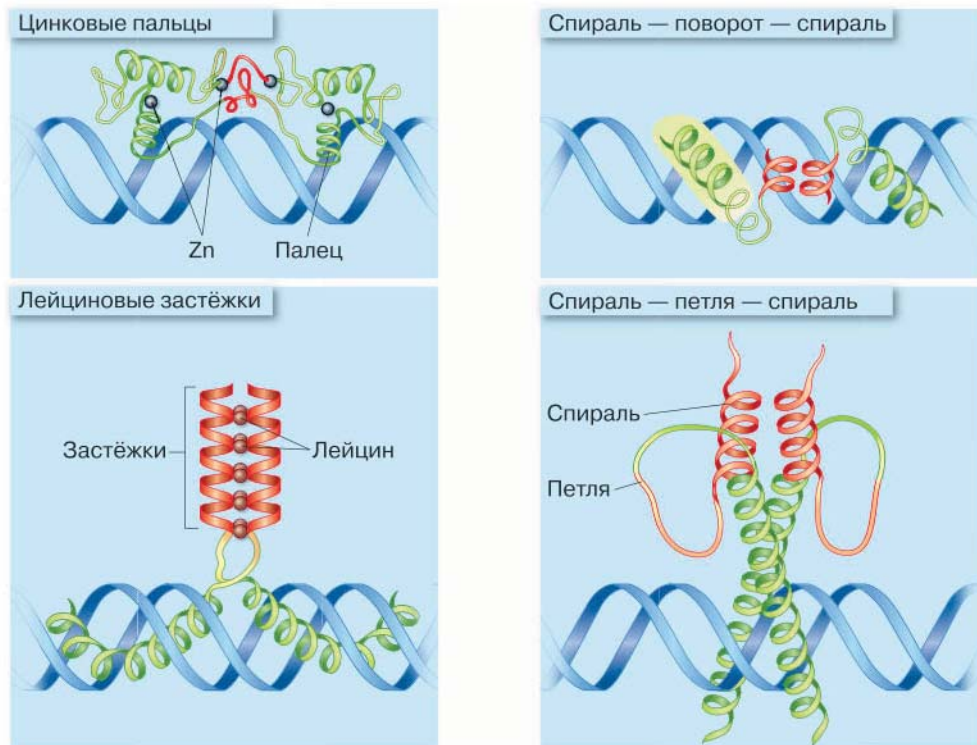


Рис. 4.10. Типы белков-регуляторов активности генов

Структура ДНК-связывающих белков. Из изложенного выше становится понятной важная роль белков, соединяющихся со специфическими участками ДНК. Существуют многочисленные репрессоры и факторы транскрипции, участвующие в процессе дифференцировки клеток, эмбрионального развития и т. д. Эффективность их действия зависит от способности этих соединений узнавать конкретные участки ДНК и специфически взаимодействовать с ними.

Оказалось, что на основании структурных характеристик большинство ДНК-связывающих белков может быть сгруппировано в несколько семейств, среди которых наиболее важными являются белки с мотивами (как говорят молекулярные биологи): «спираль—поворот—спираль», «спираль—петля—спираль», белки со структурами типа «лейциновой застёжки» и так называемые белки — «цинковые пальцы» (рис. 4.10).

Регуляторные белки присоединяются к двухцепочечной ДНК. Специфическое связывание происходит за счёт взаимодействия между радикалами аминокислотных остатков и основаниями ДНК. Дополнительная стабилизация может достигаться соединением и с сахарофосфатным скелетом. Кон-

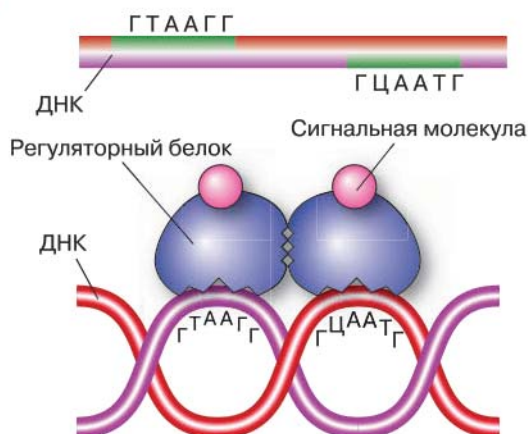


Рис. 4.11. Механизм взаимодействия регуляторов активности генов с молекулой ДНК

Тактные взаимодействия узнавания происходят преимущественно в большой бороздке двойной спирали ДНК (рис. 4.11).

Сущность варибельного контроля гена состоит в том, что ДНК-связывающие белки, например факторы транскрипции и репрессоры, во многих случаях взаимодействуют с ДНК только после соответствующего «инструктажа».

Мы уже познакомились с ситуациями, при которых активация транскрипции достигается модификацией регуляторного белка при связывании

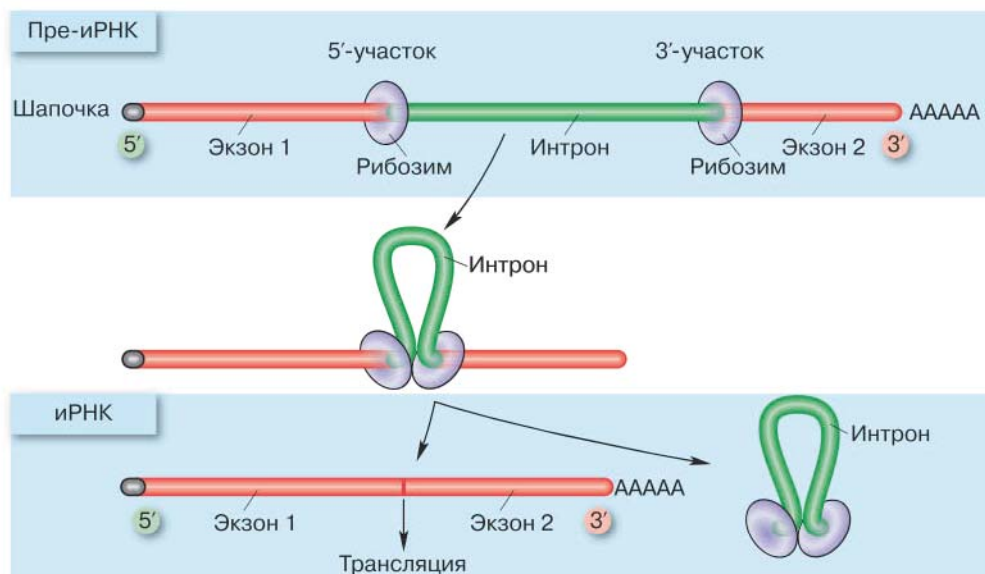


Рис. 4.12. Сплайсинг. Рибозимы вырезают неинформативные участки (интроны) из молекулы пре-иРНК. При этом оставшиеся информативные участки (экзоны) «сшиваются» в нужном порядке

с лигандом на примере оперонов прокариот. У эукариот такая «инструкция» обычно приходит в виде внешнего внеклеточного сигнала — гормона, фактора роста или медиатора.

Рассмотрев вкратце организацию генов эукариотических организмов и сложную многоуровневую систему регуляции их активности, вернёмся к самому процессу транскрипции.

После образования транскрипционного комплекса и получения всех «разрешений» от контролирующих активность генов регуляторных белков РНК-полимераза начинает комплементарный синтез молекулы РНК на матричной цепи ДНК. Этот процесс приводит к образованию точной копии другой информативной полинуклеотидной цепи ДНК. При этом в последовательность нуклеотидов молекулы РНК переводятся и экзоны, несущие информацию, и интроны.

Образующаяся молекула носит название пре-иРНК и нуждается в доработке. В ходе *процессинга* — доработки пре-иРНК до иРНК, происходящего в ядре, участки пре-иРНК, соответствующие интронам, вырезаются, а бывшие разобщёнными участки, считанные с экзонов, «сшиваются». Таким образом, зрелая иРНК содержит только копии экзонов. Эти прежде разобщённые участки соединяются в нужном порядке (рис. 4.12). Воссоединение участков, транскрибированных с экзонов при образовании зрелой иРНК, называют *сплайсингом* (от англ. *splicing* — сращивание морских канатов). Длина гена существенно больше длины иРНК. Для генов, кодирующих белки, установлено, что интроны всегда имеют на 5'-конце пару последовательностей ГТ, а на 3'-конце — АГ.

Альтернативный сплайсинг. Когда в 2003 г. картирование генома человека завершилось, то оказалось, что у представителей нашего вида всего

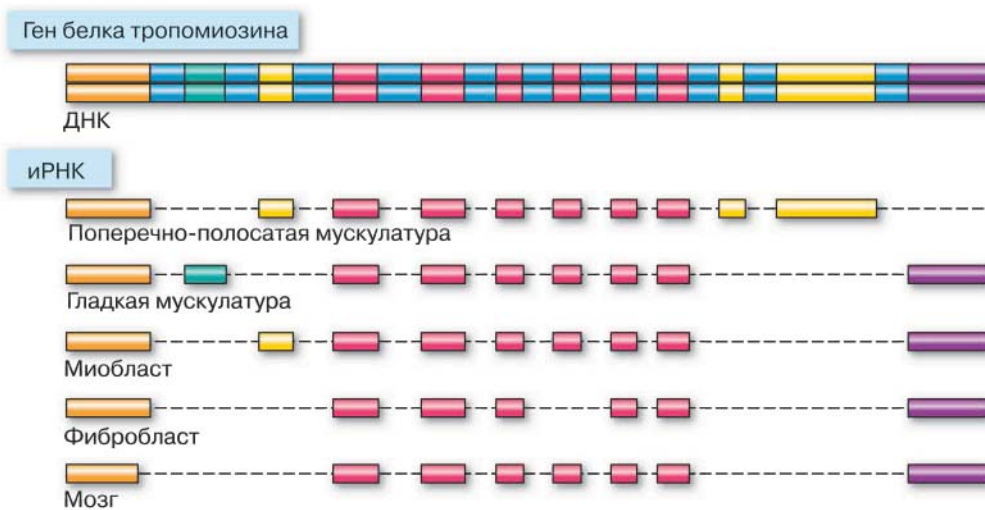


Рис. 4.13. Варианты зрелой иРНК, образующиеся в результате альтернативного сплайсинга пре-иРНК в клетках разных тканей

около 25 тыс. генов. Однако только белковых продуктов, синтезируемых в клетках человеческого организма, насчитывают более 100 тыс. Экономичность в использовании генетического материала достигается благодаря альтернативному сплайсингу. Информация, хранящаяся в генах наиболее сложно устроенных организмов, прочитывается по-разному, и в результате этого ген может кодировать не один, а два или более белков (рис. 4.13). Например, у человека, как считают учёные, альтернативному сплайсингу в разных тканях подвергается три четверти генов.

Альтернативный сплайсинг, оперируя ограниченным ассортиментом генов, приводит к структурным и функциональным различиям разных тканей в организме. Кроме того, как полагают исследователи, синтез на одних и тех же генах разных иРНК и, следовательно, различных белков обуславливает различия между видами организмов со сходными наборами генов.

Таким образом, в результате транскрипции и сплайсинга — доработки первичного транскрипта (пре-иРНК) — образуются зрелые иРНК, готовые участвовать в качестве матрицы в процессе трансляции.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- В структурных генах эукариот чередуются информативные участки ДНК — экзоны и неинформативные последовательности нуклеотидов — интроны. У бактерий и вирусов интронов в генах нет.
- Информативной части гена эукариотических организмов, как и у прокариотических организмов, предшествует промотор — место связывания РНК-полимеразы с ДНК.
- Число и внутреннее расположение интронов и экзонов специфичны для каждого гена.
- На границах экзонов и интронов расположены специфические метки — последовательности нуклеотидов.
- Транскрипцией называют процесс перевода информации из последовательности нуклеотидов (кодонов) ДНК в последовательность кодонов иРНК.
- Для начала процесса транскрипции эукариот необходимо, чтобы сформировался сложный транскрипционный комплекс регуляторов — белков и нуклеопротеидов.
- Факторами, обуславливающими сборку транскрипционного комплекса, могут выступать гормоны, факторы роста или другие внеклеточные вещества.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Дайте определение понятия «ген».
- 2 Какое значение имеют неинформативные последовательности нуклеотидов в гене, геноме?

- 3 О чём свидетельствует одинаковое расположение экзонов и интронов в генах, определяющих развитие одного и того же признака у организмов разных видов (гомологичных генов)?
- 4 В чём вы видите различия в строении пре-иРНК и иРНК?
- 5 Опишите и охарактеризуйте роль регуляторных участков генов.
- 6 Что такое гены «домашнего хозяйства»? Расскажите, каковы принципы их экспрессии.
- 7 Какие регуляторные системы организма могут оказывать влияние на активность генов?
- 8 Назовите известные вам ДНК-связывающие белки, которые принимают участие в активации и прекращении экспрессии генов эукариотических организмов.

4.1.1.4. Механизм обеспечения синтеза белка

Следующий этап биосинтеза — перевод информации, заключённой в последовательности нуклеотидов (последовательности кодонов) молекулы иРНК, в последовательность аминокислот полипептидной цепи — *трансляция* (от лат. *translatio* — передача).

У прокариот (бактерий), не имеющих оформленного ядра, рибосомы могут связываться с вновь синтезированной молекулой иРНК сразу же после её отделения от ДНК или даже до полного завершения её синтеза. У эукариот иРНК сначала должна быть доставлена через ядерную оболочку в цитоплазму. Перенос осуществляется специальными белками-переносчиками, образующими комплекс с молекулой РНК. Кроме транспорта иРНК к рибосомам, они защищают иРНК от повреждающего действия цитоплазматических ферментов. В цитоплазме на одном из концов иРНК (именно на том, с которого начинался синтез молекулы в ядре) собирается рибосома и начинается синтез полипептида (рис. 4.14).

Рибосома перемещается по молекуле иРНК не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом. По мере перемещения рибосомы по молекуле иРНК к полипептидной цепочке одна за другой пристраиваются аминокислоты, соответствующие триплетам иРНК. Точное соответствие аминокислоты коду триплету иРНК обеспечивается тРНК. Для каждой аминокислоты существует своя тРНК, один из триплетов которой — антикодон — комплементарен строго определённому триплету иРНК. Точно так же каждой аминокислоте соответствует свой фермент, присоединяющий её к тРНК.

Общий принцип передачи наследственной информации о структуре белковых молекул в процессе биосинтеза полипептидной цепи представлен на рисунке 4.15.

После завершения синтеза полипептидная цепочка отделяется от матрицы — молекулы иРНК, сворачивается в спираль, а затем приобретает третичную структуру, свойственную данному белку.

Молекула иРНК может использоваться для синтеза полипептидов многократно, так же как рибосома. Описание трансляции и транскрипции дано здесь очень упрощённо. Следует помнить, что биосинтез белка — процесс

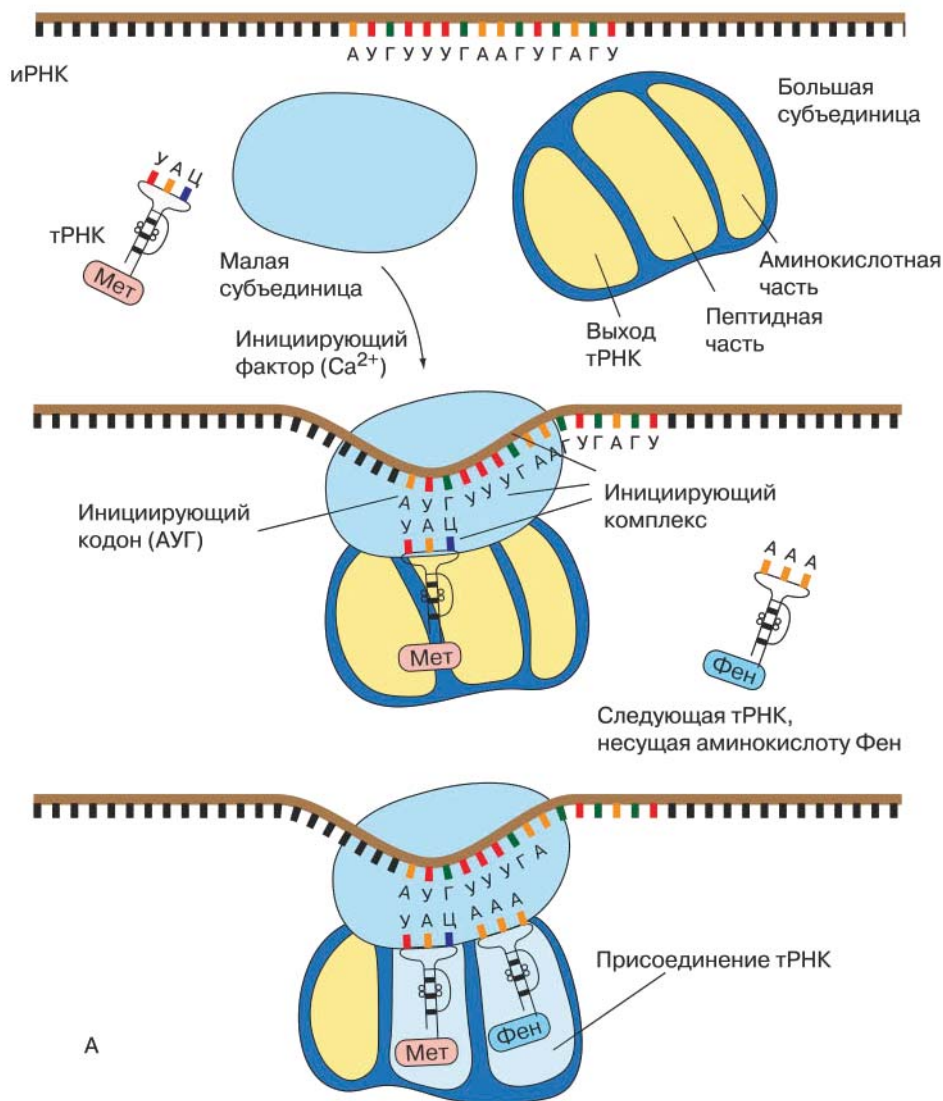


Рис. 4.14. Схема последовательных этапов трансляции:
 А — инициация; Б—В — элонгация; Г — терминация

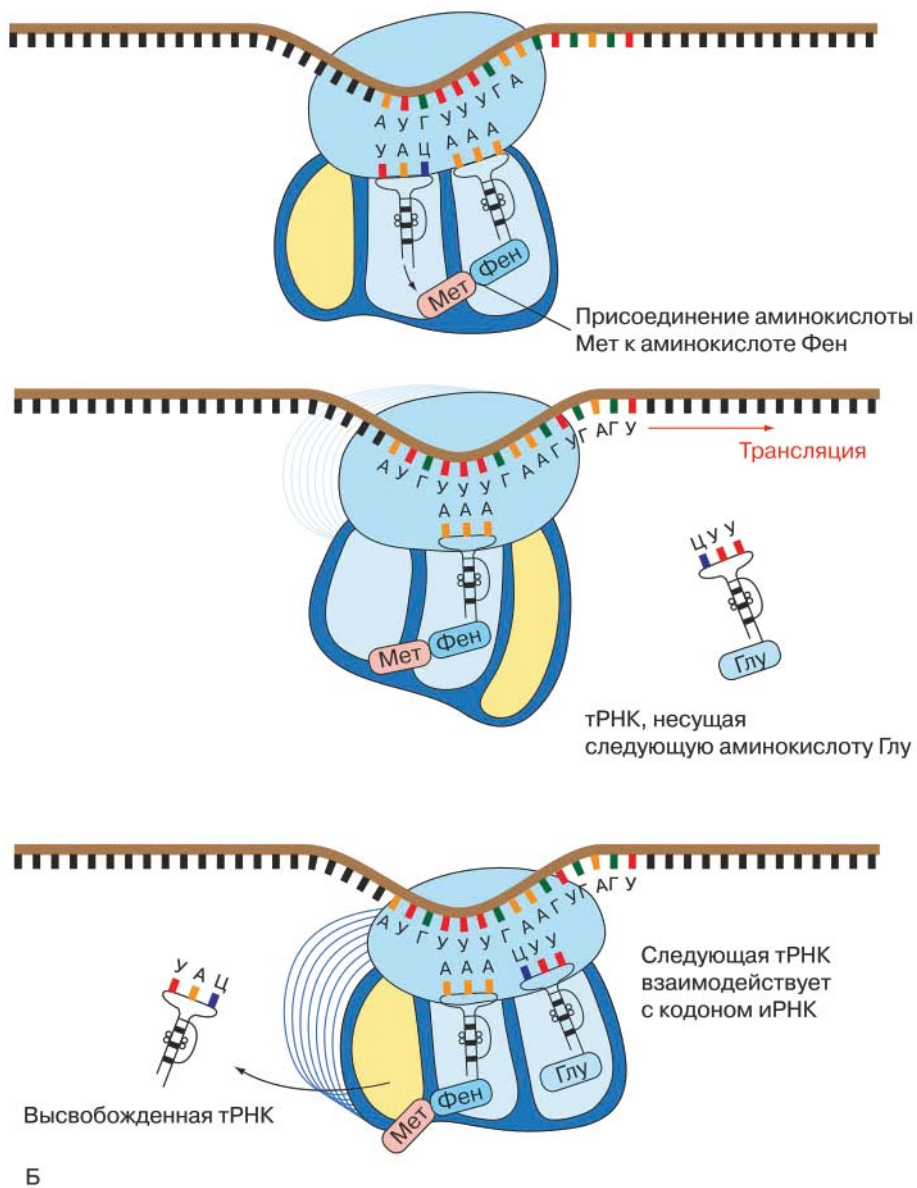


Рис. 4.14 (продолжение). Схема последовательных этапов трансляции: А — инициация; Б—В — элонгация; Г — терминация

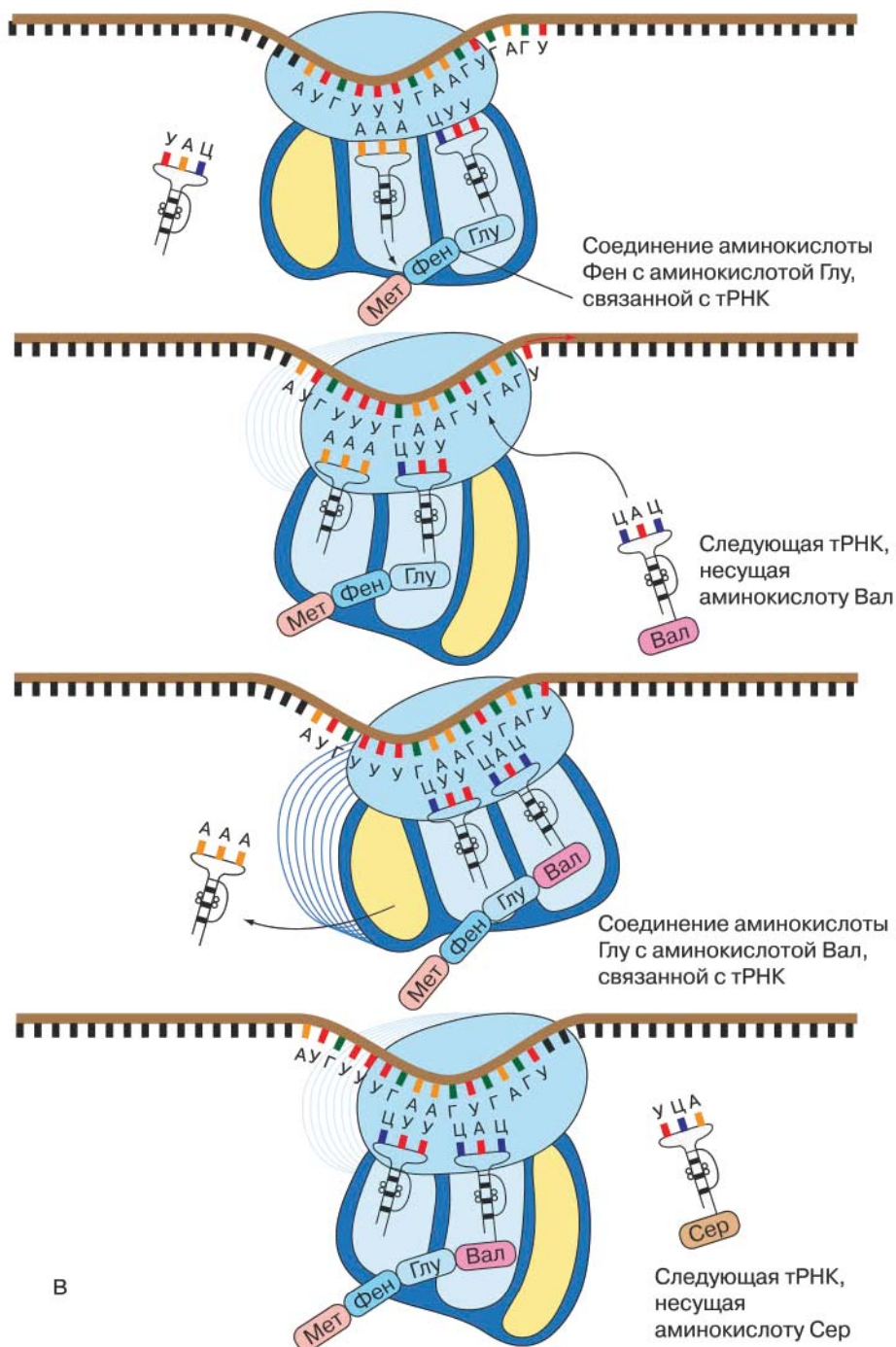


Рис. 4.14 (продолжение). Схема последовательных этапов трансляции: А — инициация; Б—В — элонгация; Г — терминация

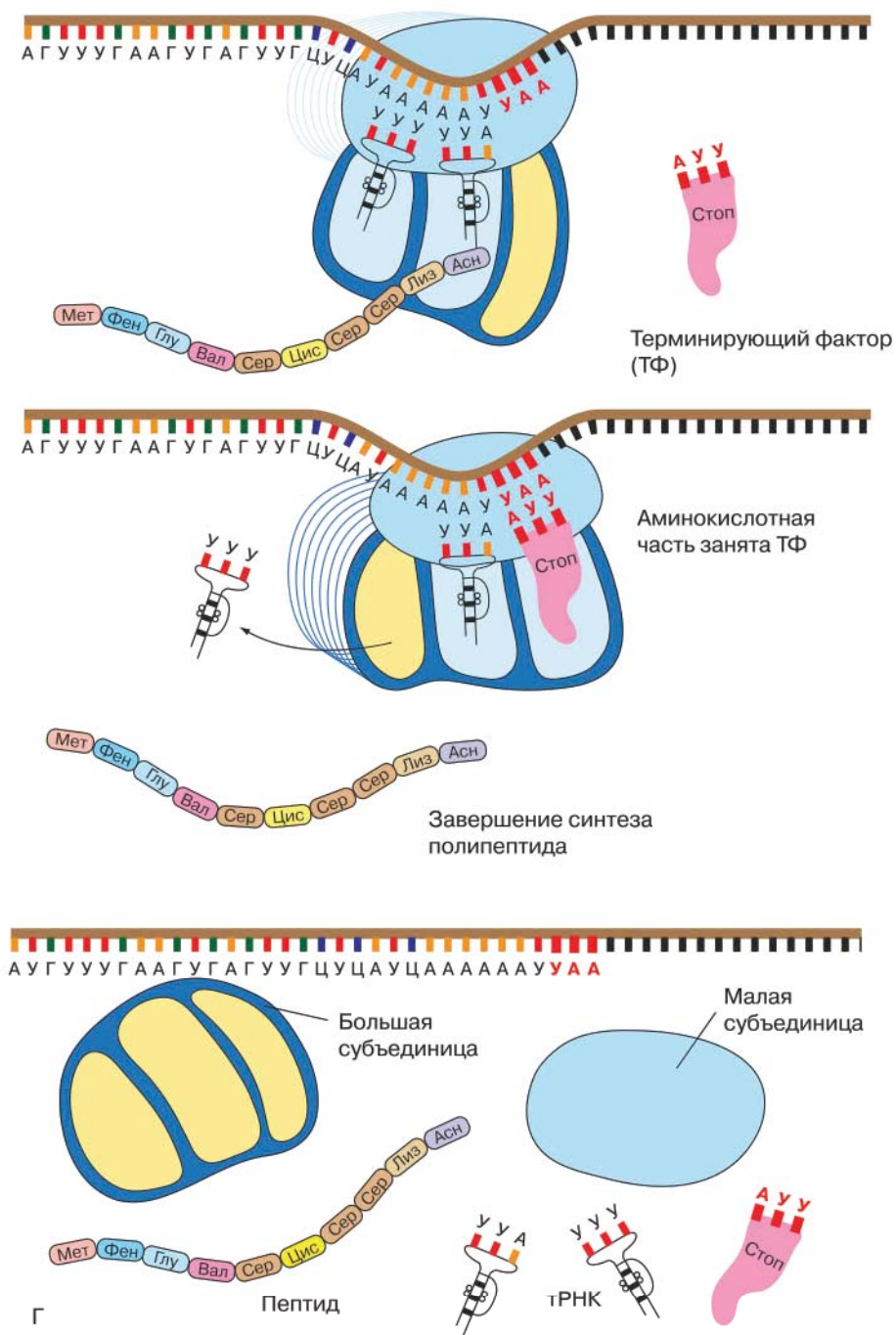


Рис. 4.14 (окончание). Схема последовательных этапов трансляции:
 А — инициация; Б—В — элонгация; Г — терминация

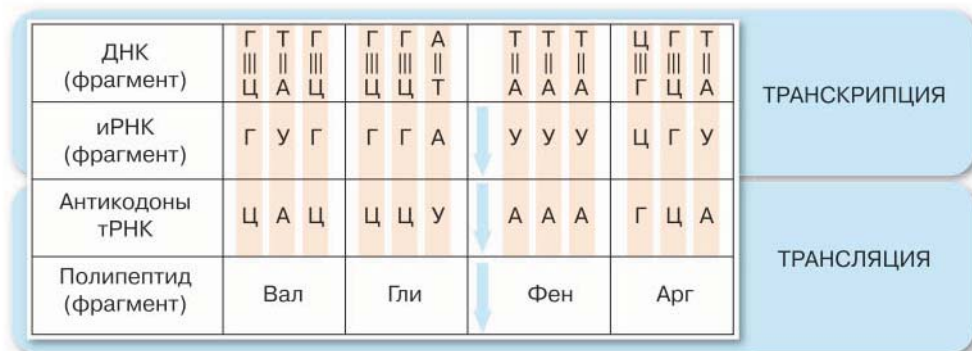


Рис. 4. 15. Схема реализации наследственной информации

чрезвычайно сложный, связанный с участием многих ферментов и затратой большого количества энергии. Поразительная сложность системы биосинтеза и её высокая энергоёмкость обеспечивают высокую точность и упорядоченность синтеза полипептидов. Важное значение в этом событии имеет продолжительность жизни молекулы иРНК.

Стабильность иРНК и контроль экспрессии генов. Хотя значение регуляции транскрипции при экспрессии генов очень велико, стабильности индивидуальных иРНК отводится не менее важная роль. Чаще всего скорость синтеза белка отражает количество образовавшейся иРНК. Время существования иРНК прокариот ограничено 2—3 минутами. Быстрый оборот иРНК позволяет оперативно реагировать на изменения среды. У млекопитающих время полужизни индивидуальных иРНК составляет от 10 минут до 2 дней. Регуляторные белки обычно кодируются короткоживущими иРНК, время полужизни которых обычно составляет менее 30 минут. Таким образом, клетка содержит иРНК, скорость разрушения которых различна.

Несмотря на потенциальную важность стабильности иРНК, процесс её распада изучен в гораздо меньшей степени, чем синтез и его регуляция. Немного известно и о ферментах, участвующих в процессе распада, однако некоторые механизмы, определяющие продолжительность жизни иРНК, уже установлены.

Структуры, определяющие стабильность иРНК, и их роль в регуляции экспрессии. Почти все иРНК (за исключением иРНК гистоновых белков) имеют полиадениловый «хвост» (поли-А-«хвост»), присоединяющийся к 3'-концу перед выходом молекулы РНК из ядра (рис. 4. 16). Считается, что поли-А-«хвост» защищает иРНК эукариот от быстрой деградации. Разрушение полиаденилового участка (деаденилирование) часто предшествует распаду иРНК. Уже обнаружен белок, связывающийся с «хвостом» поли-А, тормозя тем самым разрушение иРНК с 3'-конца молекулы, но механизм, посредством которого поли-А защищает иРНК, детально не выяснен. Предполагают, что поли-А влияет на транспорт, трансляцию и распад иРНК.

У иРНК гистонов поли-А-«хвост» отсутствует и стабильность этих молекул определяется петлёй на 3'-конце. Синтез гистонов необходим только во время S-периода интерфазы митотического цикла эукариот, когда происходит синтез ДНК и сборка нуклеосом. Гены гистонов транскрибируются во время S-фазы, но в G₂-фазе этот процесс прекращается, и уровень иРНК гистоновых белков быстро падает. Последнее обусловлено также сокращением времени полужизни иРНК с 40 до 10 минут.

Синтез рецепторного белка трансферрина представляет ещё один пример того, как стабильность иРНК регулирует синтез белка-рецептора, ответственного за транспорт железа в клетки. В 3'-нетранслируемой области иРНК есть группа из пяти петель, называемая железочувствительным элементом. В отсутствие железа она стабилизирует иРНК, увеличивая тем самым синтез рецептора и повышая поступление железа в клетку. При накоплении железа в клетке железочувствительный элемент утрачивает стабильность, что, как полагают учёные, делает иРНК доступной для расщепляющей её рибонуклеазы.

Короткоживущие иРНК могут содержать так называемые последовательности нестабильности, которые служат сигналом для быстрого расщепления иРНК в клетке. Структурной особенностью многих нестабильных иРНК является существование богатых аденином и урацилом элементов в 3'-нетранслируемых областях молекул. Эти элементы в разных иРНК неодинаковы, однако у каждого из них есть последовательности АУ длиной по меньшей мере в 9 нуклеотидов. Они-то, как полагают учёные, и вызывают дестабилизацию иРНК.

Механизм, определяющий стабильность иРНК в клетке, сложен. В дополнение к изложенному выше отметим, что ряд гормонов определяет устойчивость или, напротив, нестабильность специфических иРНК, а регулируя её распада представляет собой один из важных методов контроля за экспрессией генов.



Рис. 4.16. Молекула иРНК гистоновых белков на 3'-конце имеет небольшую последовательность УУУУУ, перед которой располагается петля. Её форма определяет устойчивость молекулы

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Транскрипция представляет собой перевод информации из последовательности нуклеотидов (кодонов) иРНК в последовательность аминокислот полипептидной цепи. Она осуществляется в активном центре рибосомы.
- Рибосомы обеспечивают последовательный подбор антикодонов тРНК к кодам иРНК.
- Контроль активности генов на уровне трансляции обеспечивается различной продолжительностью «жизни» молекул иРНК, на которую влияют регуляторные факторы (гормоны), а также конечные продукты деятельности самого гена.

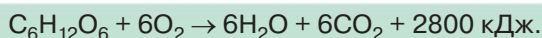
ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Как осуществляется процесс трансляции?
- 2 Расскажите о роли рРНК в обеспечении комплементарного связывания кодона иРНК с антикодоном тРНК.
- 3 Где происходит процесс трансляции?
- 4 Каково значение продолжительности «жизни» иРНК в жизнедеятельности клетки?
- 5 Что собой представляют гены тРНК и иРНК? Опишите, как реализуется информация о структуре этих молекул.

4.2. Энергетический обмен — катаболизм

Процессом, противоположным синтезу, является диссимиляция — совокупность реакций расщепления. При расщеплении высокомолекулярных соединений выделяется энергия, необходимая для реакций биосинтеза. Поэтому диссимиляцию часто называют ещё энергетическим обменом клетки или *катаболизмом* (от греч. *katabole* — разрушение).

Химическая энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекулах органических соединений. Например, при разрыве такой химической связи, как пептидная, освобождается около 12 кДж/моль. В глюкозе количество потенциальной энергии, заключённой в связях между атомами С, Н и О, составляет 2800 кДж/моль. При расщеплении глюкозы энергия выделяется поэтапно с участием ряда ферментов согласно итоговому уравнению:



Часть энергии, освобождаемой из питательных веществ, рассеивается в форме теплоты, а часть аккумулируется, т. е. накапливается в богатых энергией фосфатных связях АТФ.

Именно АТФ обеспечивает энергией все виды клеточных функций: биосинтез, механическую работу (деление клетки, сокращение мышц), активный перенос веществ через мембраны, поддержание мембранного потенциала при проведении нервного импульса, выделение различных секретов.

Молекула АТФ состоит из азотистого основания аденина, сахара рибозы и трёх остатков фосфорной кислоты (рис. 4.17). Аденин, рибоза и первый фосфат образуют аденозинмонофосфат (АМФ). Если к первому фосфату присоединяется второй, получается аденозиндифосфат (АДФ). Молекула с тремя остатками фосфорной кислоты аденозинтрифосфат (АТФ) наиболее энергоёмка. Отщепление концевой фосфата АТФ сопровождается выделением 40 кДж вместо 12 кДж, выделяемых при разрыве химических связей других молекул.

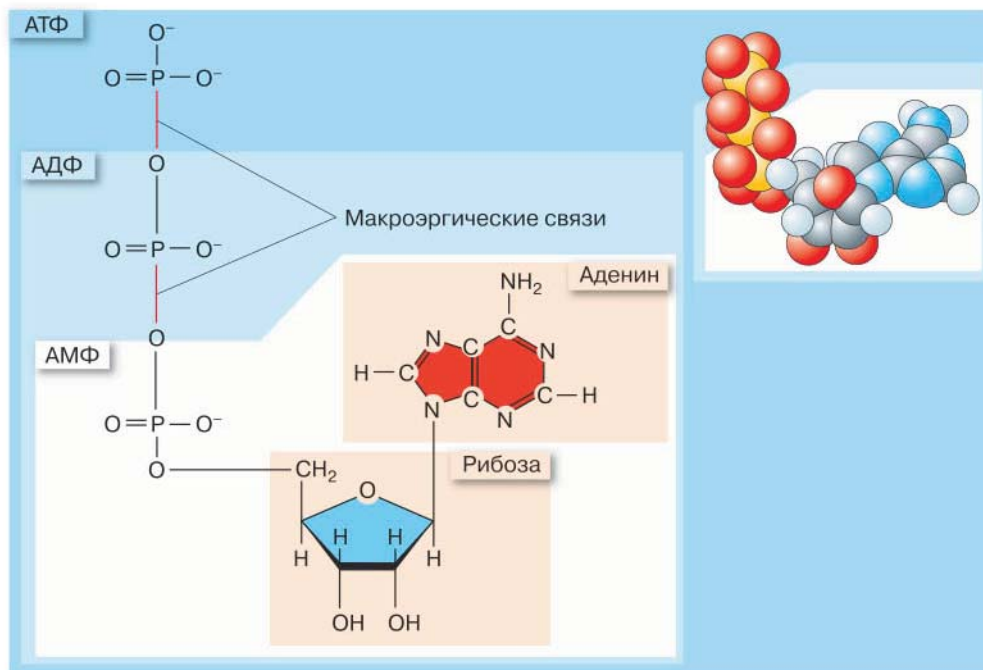
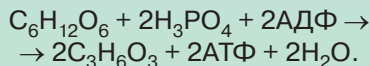


Рис. 4.17. Схема строения АТФ

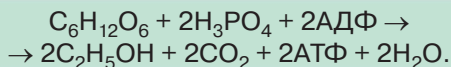
Благодаря богатым энергией связям в молекулах АТФ, клетка может накапливать большое количество энергии в очень небольшом пространстве и расходовать её по мере надобности. Синтез АТФ осуществляется в митохондриях. Оттуда молекулы АТФ поступают в разные участки клетки, обеспечивая энергией процессы жизнедеятельности.

Этапы энергетического обмена. Энергетический обмен обычно делят на три этапа. Первый этап — подготовительный. На этом этапе молекулы ди- и полисахаридов, жиров, белков распадаются на мелкие молекулы — глюкозу, глицерин и жирные кислоты, аминокислоты, а крупные молекулы нуклеиновых кислот — на нуклеотиды. При этом выделяется небольшое количество энергии, которая рассеивается в виде теплоты.

Второй этап — бескислородный. Он называется также *анаэробным дыханием (гликолизом) или брожением*. Термин «брожение» обычно применяют по отношению к процессам, протекающим в клетках микроорганизмов или растений. На этом этапе вещества при участии ферментов подвергаются дальнейшему расщеплению. Например, в мышцах в результате анаэробного дыхания молекула глюкозы распадается на две молекулы пировиноградной кислоты ($C_3H_4O_3$), которые затем восстанавливаются в молочную кислоту ($C_3H_6O_3$). Реакция расщепления глюкозы сопряжена с реакцией синтеза АТФ из фосфорной кислоты и АДФ. Суммируя, получаем:



У дрожжевых грибов молекула глюкозы без участия кислорода превращается в этиловый спирт и диоксид углерода (спиртовое брожение):



У других микроорганизмов брожение может завершаться образованием ацетона, уксусной кислоты и т. д.

Во всех случаях распад одной молекулы глюкозы сопровождается образованием двух молекул АТФ. В ходе бескислородного расщепления глюкозы в виде макроэргической связи в молекуле АТФ сохраняется 40% энергии, а остальная рассеивается в виде теплоты.

Третий этап энергетического обмена — стадия *аэробного дыхания*, или *кислородного расщепления*. Реакции этой стадии энергетического обмена также катализируются ферментами. При доступе кислорода к клетке образовавшиеся во время предыдущего этапа вещества окисляются до конечных продуктов — H_2O и CO_2 . Кислородное дыхание сопровождается выделением большого количества энергии и аккумуляцией её в молекулах АТФ. При окислении двух молекул пировиноградной кислоты образуются 36 молекул АТФ. Следовательно, основную роль в обеспечении клетки энергией играет аэробное дыхание (рис. 4.18).

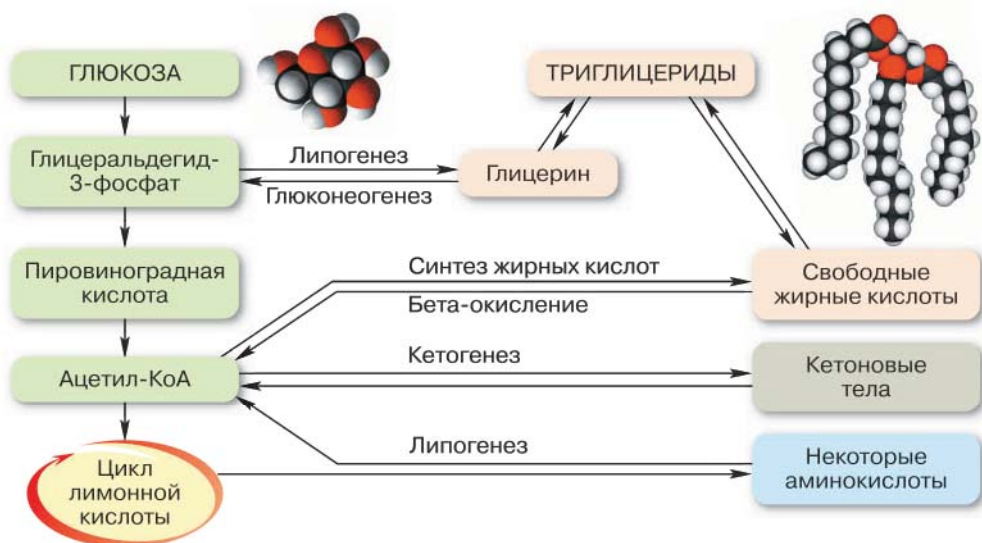


Рис. 4.18. Схема обмена углеводов и жиров

Итак, в ходе энергетического обмена при полном окислении одной молекулы глюкозы до CO_2 и H_2O образуются 38 молекул АТФ (2 молекулы в процессе гликолиза и 36 — в процессе аэробного дыхания).

По способу питания, т. е. получения энергии и вещества, все организмы делятся на две группы — автотрофные и гетеротрофные.

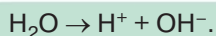
4.3. Автотрофный тип обмена веществ

Автотрофы — это организмы, осуществляющие питание (т. е. получающие энергию) за счёт неорганических соединений. К ним относятся некоторые бактерии и все зелёные растения. В зависимости от того, какой источник энергии используется автотрофными организмами для синтеза органических соединений, их делят на две группы: фототрофы и хемотрофы.

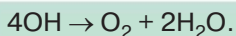
Для *фототрофов* источником энергии служит свет, а *хемотрофы* используют энергию, освобождающуюся при окислительно-восстановительных реакциях. Зелёные растения являются фототрофами. При помощи содержащегося в хлоропластах хлорофилла они осуществляют фотосинтез — преобразование световой энергии в энергию химических связей.

Фотосинтез. Фотосинтезом называют образование органических (и неорганических) молекул из неорганических веществ внешней среды за счёт использования энергии солнечного света. Этот процесс состоит из двух фаз — световой и темновой (рис. 4.19).

В **световой фазе** кванты света — фотоны — взаимодействуют с молекулами хлорофилла, в результате чего эти молекулы на очень короткое время переходят в более богатое энергией так называемое возбуждённое состояние. Затем избыточная энергия части возбуждённых молекул преобразуется в теплоту или испускается в виде света. Другая её часть передаётся ионам водорода H^+ , всегда имеющимся в водном растворе вследствие диссоциации воды:



Образовавшиеся атомы водорода (H^0) непрочно соединяются с органическими молекулами — переносчиками водорода. Ионы гидроксила OH^- отдают свои электроны другим молекулам и превращаются в свободные радикалы OH^0 . Радикалы OH^0 взаимодействуют друг с другом, в результате чего образуются вода и молекулярный кислород:



Таким образом, источником молекулярного кислорода, образующегося в процессе фотосинтеза и выделяющегося в атмосферу, является вода, расщепляющаяся в результате фотолиза — разложения воды под влиянием света. Кроме фотолиза воды, энергия света используется в световой фазе для синтеза АТФ из АДФ и фосфата без участия кислорода.

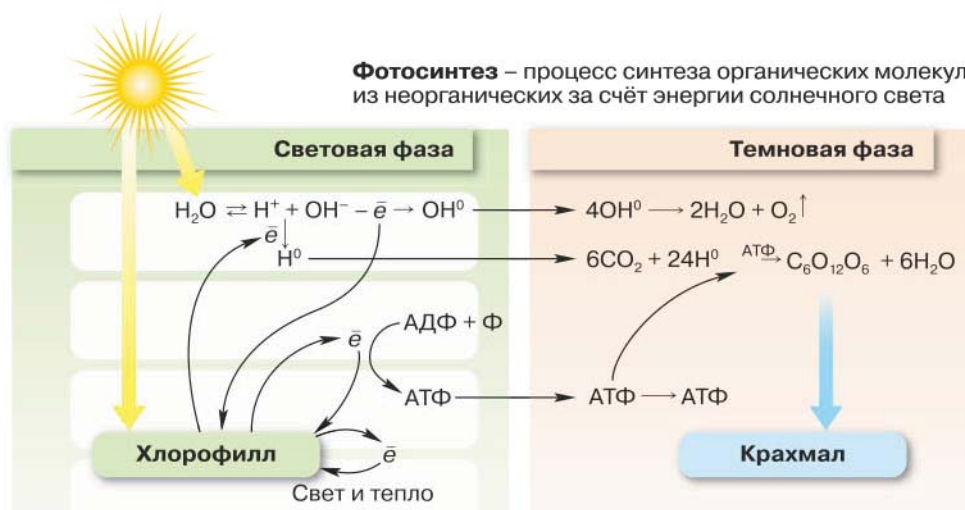
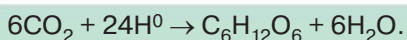


Рис. 4. 19. Схема фотосинтеза

Описанный выше процесс очень эффективный: в хлоропластах образуется в 30 раз больше АТФ, чем в митохондриях тех же клеток с участием кислорода. Таким путём накапливается энергия, необходимая для процессов, происходящих в темновой фазе фотосинтеза.

В комплексе химических реакций **темновой фазы**, для течения которых свет не обязателен, ключевое место имеет рибулозодифосфат как акцептор CO_2 . В этих реакциях участвуют молекулы АТФ, синтезированные во время световой фазы, и атомы водорода, образовавшиеся в процессе фотоллиза воды и связанные с молекулами-переносчиками:



Так энергия солнечного света преобразуется в энергию химических связей сложных органических соединений.

Как уже отмечалось выше, побочным продуктом фотосинтеза зелёных растений является молекулярный кислород, выделяемый в атмосферу.

Свободный кислород в атмосфере является мощным фактором преобразования веществ. Его появление послужило предпосылкой возникновения на нашей планете аэробного типа обмена веществ.

Хемосинтез. Некоторые бактерии, лишённые хлорофилла, тоже способны к синтезу органических соединений, при этом они используют энергию реакций неорганических веществ. Преобразование энергии реакций в химическую энергию синтезируемых органических соединений называют *хемосинтезом*. Это явление было открыто русским микробиологом С. Н. Виноградским (1887).

К группе хемотрофов, или автотрофов-хемосинтетиков, относят нитрифицирующие бактерии. Некоторые из них используют энергию окисления аммиака в азотистую кислоту, другие — энергию окисления азотистой кислоты в азотную. Известны хемосинтетики, усваивающие энергию окисления двухвалентного железа в трёхвалентное («железные бактерии») или окисления сероводорода до серной кислоты («серные бактерии»). Фиксируя атмосферный азот, переводя нерастворимые минералы в форму, пригодную для усвоения растениями, хемосинтезирующие бактерии играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Гетеротрофный тип обмена веществ. Организмы, неспособные сами синтезировать органические соединения из неорганических, нуждаются в доставке их из окружающей среды. Такие организмы называют *гетеротрофами*. К ним относят большинство бактерий, грибов и животных. Животные поедают других животных, грибы и растения и получают с пищей готовые углеводы, жиры, белки и нуклеиновые кислоты. В ходе жизнедеятельности происходит расщепление этих веществ. Из части освободившихся при этом молекул — глюкозы, аминокислот, нуклеотидов и других синтезируются более сложные органические соединения, свойственные данному организму, — гликоген, жиры, белки, нуклеиновые кислоты. Другая часть молекул расщепляется, а большая часть освобождающейся при этом энергии используется для жизнедеятельности.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Метаболизм складывается из двух тесно взаимосвязанных и противоположно направленных процессов: ассимиляции и диссимиляции.
- Подавляющее большинство процессов жизнедеятельности, протекающих в клетке, требует затрат энергии в виде АТФ.
- Расщепление глюкозы у аэробных организмов, при котором за бескислородным этапом следует расщепление молочной кислоты с участием кислорода, в 18 раз более эффективно с энергетической точки зрения, чем анаэробный гликолиз.
- Наиболее распространённой формой фотосинтеза является такая, при которой в качестве источника водорода используется вода.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое диссимиляция? Охарактеризуйте этапы этого процесса.
- 2 В чём заключается роль АТФ в обмене веществ в клетке?
- 3 Расскажите об энергетическом обмене в клетке на примере расщепления глюкозы.
- 4 Какие типы питания организмов вам известны?
- 5 Какие организмы называют автотрофными?
- 6 Охарактеризуйте световую и темновую фазы фотосинтеза.
- 7 Почему в результате фотосинтеза у зелёных растений в атмосферу выделяется свободный кислород?
- 8 Что такое хемосинтез?
- 9 Какие организмы называют гетеротрофными? Приведите примеры.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие организмы называют автотрофными? На какие группы подразделяют автотрофов?
- 2 Каков механизм образования свободного кислорода в результате фотосинтеза у зелёных растений? Раскройте биологическое и экологическое значение этого процесса.
- 3 Где, в результате каких преобразований молекул и в каком количестве образуется АТФ у живых организмов?

Обзор пройденного материала главы 4**ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ**

Сущность метаболизма заключается в преобразовании веществ и энергии.

Реакции обмена веществ складываются из взаимосвязанных, но разнонаправленных процессов ассимиляции и диссимиляции, согласованность которых обеспечивает гомеостаз организма.

Генетический код — это исторически сложившаяся организация молекул ДНК и РНК, при которой наследственная информация о признаках и свойствах организма оказывается заключённой в последовательности нуклеотидов.

Энергетический обмен организма или клетки включает три этапа: подготовительный — расщепление биополимеров пищи до мономеров, бескислородное расщепление — до промежуточных продуктов и кислородное расщепление — до конечных продуктов. Только два последних этапа сопровождаются образованием АТФ.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Слово «биохимия» пришло к нам ещё из XIX в., но в качестве научного термина закрепилось только век спустя благодаря немецкому учёному Карлу Нойбергу. Биохимия объединяет собой положения двух наук: химии и биологии. Поэтому специалисты-биохимики занимаются исследованием веществ и химических реакций, которые протекают в живой клетке, в организме. Деятельность биохимика — это сложный труд, где необходимы знание о строении и жизнедеятельности микроорганизмов, ботаники и физиологии растений, медицинской и физиологической химии. Специалисты в области биохимии занимаются также исследованиями вопросов теоретической и прикладной биологии, медицины. Результаты их работы важны в сфере технической и промышленной биологии, витаминологии, гистохимии и генетике. Труд биохимиков востребован в образовательных учреждениях (школах, медицинских и педагогических вузах), медицинских центрах, а также на предприятиях биологического производства.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Как реализуется наследственная информация о признаках и свойствах ДНК- и РНК-содержащих вирусов?

2. В чём заключается биологический смысл избыточности генетического кода?
3. Каким образом реализуется наследственная информация о структуре и функциях небелковых молекул, синтезируемых в клетке?
4. Как вы считаете, можно ли повысить эффективность фотосинтеза?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как вы думаете, каким образом можно повысить эффективность фотосинтеза у зелёных растений?
2. Какие примеры, характеризующие использование особенностей метаболизма организмов в медицине, сельском хозяйстве и других отраслях, вы можете привести?

ЗАДАНИЯ

1. Напишите реакции световой и темновой фаз фотосинтеза. Обозначьте пути переноса электронов и протонов.
2. Охарактеризуйте различные реакции бескислородного расщепления глюкозы у анаэробных и аэробных организмов.
3. Опишите процесс расщепления органических молекул при участии кислорода в клетках аэробов.

Строение и функции клеток

Для разнообразнейших элементарных частей организмов существует общий принцип строения и развития, и этим принципом является образование клеток.

Т. Шванн



Цитология (от греч. *cytos* — клетка и *logos* — наука, учение) — наука, предметом изучения которой является строение и основы жизнедеятельности клетки как биологической системы. Кроме того, цитология, или, как сейчас принято говорить, биология клетки, исследует строение клеток различных организмов от бактерий до многоклеточных растений и животных, особенности их функционирования. Также эта наука изучает регуляцию взаимодействия клеток и формирование из них сложных ансамблей — тканей, органов и целостных многоклеточных организмов.

Методы изучения клетки. Со времён Р. Гука традиционным методом изучения клетки служит световая микроскопия, не утратившая своего значения и в настоящее время. С середины прошлого века широко используется электронная микроскопия, дающая представление о тонкой структуре клетки в целом и отдельных её компонентов. В современной биологии клетки активно применяются методы молекулярной биологии и молекулярной генетики, позволяющие не только на ещё более тонком уровне исследовать структурные особенности внутриклеточных структур, но и определять функции этих структур. Представленные в этой главе интереснейшие данные в области цитологии получены при использовании этих и многих других методических приёмов, например биохимических и биофизических.

Биохимические превращения неразрывно связаны с теми структурами живой клетки, которые отвечают за выполнение той или иной функции. Такие структуры получили название органоидов, так как, подобно органам целого организма, они выполняют специфическую функцию. Современные средства исследования позволили биологам установить, что по строению клетки все живые существа следует делить на организмы «безъядерные» — прокариоты (буквально — доядерные) и «ядерные» — эукариоты. В группу прокариот попали все бактерии и синезелёные (цианеи), а в группу эукариот — грибы, растения и животные.

В настоящее время выделяют два уровня клеточной организации: прокариотический и эукариотический. Прокариотические организмы сохраняют черты глубочайшей древности: они очень просто устроены. На этом основании их выделяют в самостоятельное царство. Эукариотические организмы содержат ограниченное оболочкой ядро, а также сложно устроенные «энергетические станции» — митохондрии. Иными словами, все клетки эукариот высокоорганизованы, приспособлены к потреблению кислорода и поэтому могут производить большое количество энергии.



5.1. Прокариотическая клетка

Бактерии представляют собой типичные прокариотические клетки. Они живут повсюду — в воде, почве, пищевых продуктах и даже в других организмах. Бактерии обитают в самой глубокой котловине в океане и на высочайшей горной вершине Земли — Эвересте, их находят во льдах Арктики и Антарктиды, в подземных источниках горячих вод, верхних слоях атмосферы.

Уже этот перечень условий обитания показывает, какой высокой степенью приспособленности обладают прокариотические организмы, несмотря на простоту своего строения. Бактерии представляют собой примитивные формы жизни, и можно предположить, что они относятся к тому типу живых существ, которые появились на самых ранних этапах развития жизни на Земле.

По-видимому, первоначально бактерии жили в морях, и от них произошли современные микроорганизмы. Человек познакомился с миром микробов сравнительно недавно, после того, как научился изготавливать линзы (XVII в.), дающие достаточно сильное увеличение. Развитие техники в последующие века позволило подробно изучить бактерии и другие прокариотические организмы.

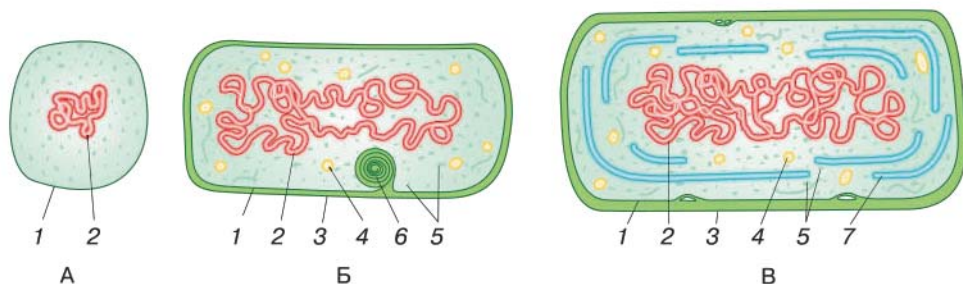


Рис. 5.1. Схема строения прокариот: А — микоплазма; Б — бактерия; В — цианобактерия; 1 — мембрана; 2 — ДНК; 3 — клеточная стенка; 4 — секретируемые и запасаемые вещества; 5 — рибосомы; 6 — мезосома — компактно упакованный резерв плазматической мембраны; 7 — тилакоид — впячивание плазматической мембраны внутрь клетки

К прокариотам относятся три крупных группы организмов — микоплазмы, бактерии и цианобактерии (рис. 5.1). Размеры бактериальных клеток колеблются в широких пределах — от 0,5 до 20 мкм. По форме выделяют шаровидные клетки — кокки, вытянутые — палочки, или бациллы, и извитые — спириллы (рис. 5.2). В зависимости от того, к какому виду относятся микроорганизмы, они существуют или по отдельности, или образуют характерные скопления. Например, стрептококк, вызывающий воспалительные заболевания у человека и животных, образует цепочки из нескольких бактериальных клеток, а стафилококк, поражающий дыхательные пути у детей, растёт в виде образований, напоминающих кисть винограда. По характеру

Тонкостенные бактерии		Толстостенные бактерии	
Менингококки		Пневмококки	
Гонококки		Стрептококки	
Бациллы		Стафилококки	
Вибрионы		Бациллы	
Спириллы		Микобактерии	
Спирохеты		Бифидобактерии	
Риккетсии		Актиномицеты	
Хламидии			

Рис. 5.2. Формы бактериальных клеток

таких скоплений бактериальных клеток и по особенности их жизнедеятельности микробиологи могут определить, к какому виду относится выделенный микроорганизм.

По своим физиологическим свойствам бактерии довольно разнообразны. Они могут жить как только в аэробных условиях, так и только в анаэробных или в тех и других. Необходимую энергию они получают в процессе дыхания, брожения или фотосинтеза. Ряд видов содержит различные пигменты. Для многих бактерий средой обитания является биотическая среда, т. е. организмы других видов. Они могут образовывать ассоциации различной сложности с другими прокариотами, одноклеточными эукариотическими организмами или поселяться в органах и тканях многоклеточных животных и растений. Отношения в таких сообществах могут протекать по принципу симбиоза, антибиоза или нейтрализма. При *симбиозе* взаимодействие благоприятно для обоих или одного из партнёров, обычно адаптированных друг к другу. Примером может являться обитание азотфиксирующих клубеньковых бактерий на корнях бобовых растений. Если прокариотический организм оказывает вредное воздействие на хозяина, такое сообщество называют паразитическим — *антибиотическим*. Например, это все бактерии, вызывающие инфекционные заболевания. Во многих случаях партнёры существуют без какого-либо выраженного влияния друг на друга, такие ситуации определяют как *нейтрализм*. Примером нейтральных взаимоотношений могут служить бактерии, селящиеся на кожных покровах человека. Однако следует помнить, что при изменении условий существования, например появлении раны на коже, характер этого взаимодействия может измениться на антибиотический.

Основная особенность строения бактерий — отсутствие ядра, ограниченного оболочкой. Наследственная информация у бактерий заключена в одной хромосоме. Бактериальная хромосома, состоящая из одной молекулы ДНК, имеет форму кольца и погружена в цитоплазму. С помощью электронной микроскопии установлено, что ДНК образует особую структуру — нуклеоид (рис. 5.3).

Хромосомы у бактерий всегда связаны с плазматической мембраной посредством специальных мембранных белков. Здесь начинается и завершается процесс редупликации кольцевой молекулы ДНК (рис. 5.4). ДНК бактерий не образует комплексов с белками, и поэтому подавляющее большинство наследственных задатков — генов, входящих в состав хромосомы, экспрессировано, т. е. «работает» и с них непрерывно считывается наследственная информация. В главе 4 уже были рассмотрены отдельные вопросы организации генома прокариот и особенности регуляции бактериальных генов.

Бактериальная клетка окружена мембраной (см. рис. 5.3), отделяющей цитоплазму от клеточной стенки, образованной сложным гетерополимерным веществом. В цитоплазме мембран мало, и все они являются впячиваниями наружной цитоплазматической мембраны.

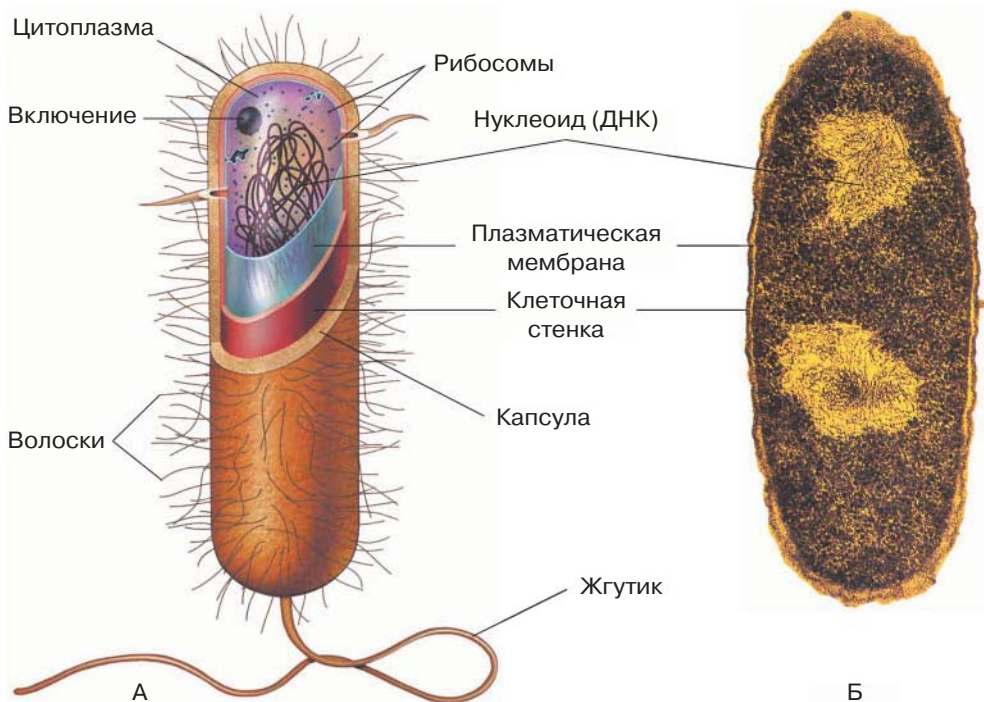


Рис. 5.3. Строение бактериальной клетки:

А — схема; Б — электронная микрофотография кишечной палочки

В цитоплазме находятся рибосомы, число которых может превышать 10^4 . Они могут образовывать до 1000 полисом, осуществляющих синтез белков. Все ферменты, обеспечивающие процессы жизнедеятельности бактерий, диффузно рассеяны по цитоплазме или прикреплены к внутренней поверхности мембраны.

У большинства прокариот движение обеспечивается жгутиками. Строение и расположение жгутиков в бактериальной клетке строго генетически predetermined. Жгутик представляет собой образованную субъединицами белка флагелина трубковидную структуру, снабжённую крючком и базальным тельцем, закрепляющим жгутик в клеточной оболочке. Базальное тельце функционирует как мотор жгутика по типу корабельного винта (рис. 5.5). Помимо жгутиков, бактериальные клетки образуют и другие выросты (фимбрии и пили), которые обеспечивают прикрепление клеток к различным поверхностям, а также отвечают за межклеточное распознавание.

У многих микроорганизмов внутри клетки откладываются запасные вещества — полисахариды, жиры, полифосфаты. Эти вещества, включаясь в обменные процессы, могут продлевать жизнь клетки в отсутствие внешних источников энергии.



Рис. 5.4. Редупликация кольцевой молекулы ДНК бактерии начинается в одной точке хромосомы — точке её прикрепления к мембране

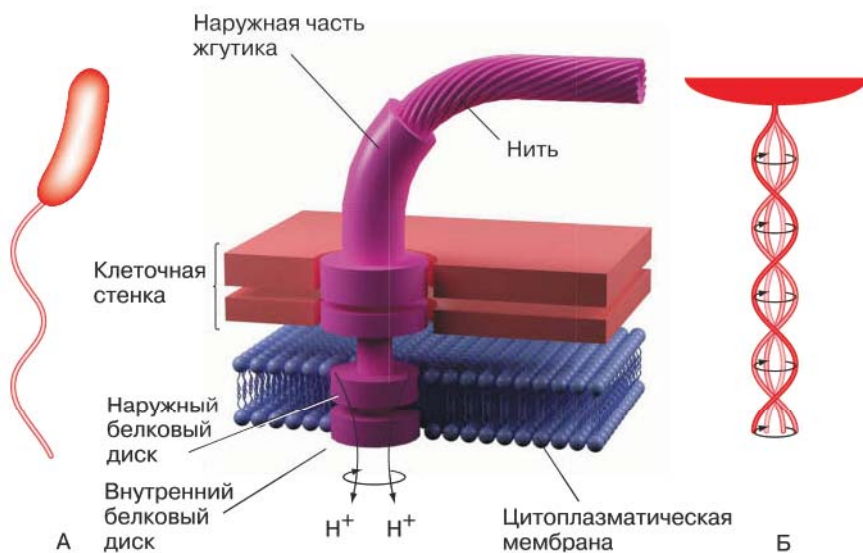


Рис. 5.5. Жгутик бактерии: А — схема строения; Б — принцип движения

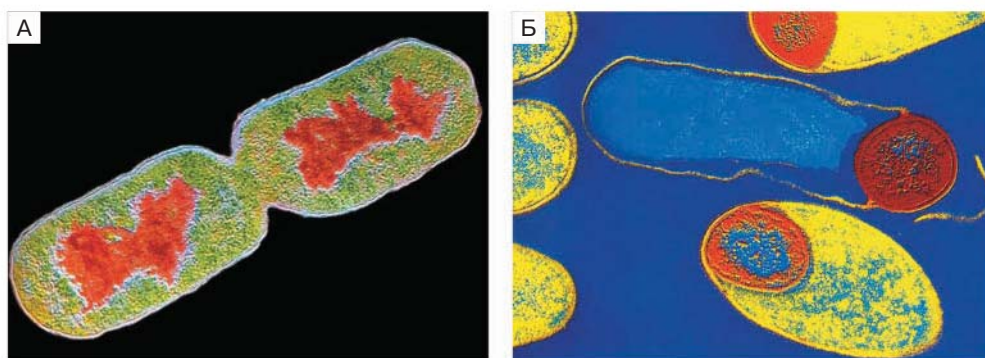


Рис. 5.6. Электронные микрофотографии процесса деления бактериальной клетки (А) и образования спор (Б)

Бактерии размножаются делением надвое (рис. 5.6, А). После редупликации кольцевой хромосомы и удлинения клетки зона нуклеотида увеличивается, а затем разделяется в связи с расхождением мест прикрепления хромосом к плазматической мембране. Постепенно образуется поперечная перегородка, и дочерние клетки расходятся или остаются связанными в характерные группы — цепочки, пакеты и т. д. Иногда размножению предшествует половой процесс, результатом которого является возникновение новых комбинаций генов в бактериальной хромосоме.

Многим бактериям свойственно спорообразование. Споры возникают, как правило, при недостатке питательных веществ или когда в среде в избытке накапливаются продукты обмена. Спорообразование начинается с выделения части цитоплазмы материнской клетки, содержащей хромосому, и окружения её мембраной (рис. 5.6, Б). Затем спора образует капсулу, нередко толстую и многослойную. Процессы жизнедеятельности внутри спор практически прекращаются. Споры бактерий в сухом состоянии очень устойчивы и могут сохранять жизнеспособность многие сотни и даже тысячи лет, выдерживая резкие колебания температуры и другие неблагоприятные воздействия. Примером этого могут служить споры, обнаруженные в древних захоронениях (мумии древних египтян, запасы пищевых продуктов в различных пещерах), при стерильном бурении льдов, окружающих Южный полюс. Попадая в благоприятные условия, споры преобразуются в активную бактериальную клетку. Учёные-микробиологи вырастили колонии микроорганизмов из спор, оказавшихся в образце льда, возраст которого достигал 10—12 тыс. лет и более.

Споры болезнетворных бактерий, пролежавшие в покоем состоянии многие годы в земле, попадая в воду (при различного рода ирригационных мероприятиях), могут служить причиной возникновения вспышек инфекционных заболеваний. Так, например, палочки сибирской язвы сохраняют жизнеспособность, оставаясь в виде спор, в течение более 30 лет.

Таким образом, спорообразование у прокариот является этапом жизненного цикла, обеспечивающим переживание неблагоприятных условий окружающей среды. Кроме этого, в состоянии спор может происходить распространение микроорганизмов при помощи ветра и другими способами.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- У прокариот генетический материал клетки представлен одной кольцевой молекулой ДНК.
- Все бактерии, синезелёные водоросли и микоплазмы гаплоидны, т. е. содержат одну копию генов.
- Геном прокариот построен по оперонному типу.
- В клетках прокариотических организмов практически нет внутренних мембран, поэтому большинство ферментов диффузно распространено по цитоплазме.
- Для передвижения прокариотические клетки используют жгутики, которые устроены проще, чем у эукариот.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое органоиды клетки?
- 2 На чём основано деление всех живых организмов на две группы — прокариоты и эукариоты?
- 3 Какие организмы относят к прокариотам?
- 4 Каким образом осуществляется регуляция активности генов прокариотических организмов?
- 5 Опишите строение бактериальной клетки.
- 6 Как размножаются бактерии?
- 7 В чём заключается сущность процесса спорообразования у бактерий?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 В чём состоит значение прокариот в биоценозах? Расскажите об их экологической роли.
- 2 Каким образом болезнетворные микроорганизмы влияют на состояние макроорганизма (хозяина)?

5.2. Эукариотическая клетка

Эукариотические клетки самых разнообразных организмов — от простейших (корненожки, жгутиковые, инфузории и др.) до высших растений и животных — отличаются и сложностью, и разнообразием строения (рис. 5.7). На рисунке представлены эукариотические клетки как одноклеточных (В, Г), так и многоклеточных (А, Б, Д—Ж). Типичной клетки в природе не существует, но все эукариотические клетки гомологичны и у тысяч различных типов клеток можно выделить общие черты строения, характерные для клеток представителей всех царств живой природы. Каждая клетка состоит из двух важнейших, неразрывно связанных между собой частей — цитоплазмы и ядра (рис. 5.8).

5.2.1. Цитоплазма

Цитоплазма заполнена полужидкой субстанцией — *цитозолем*, в котором в растворённом виде находятся продукты жизнедеятельности структур клетки. Здесь можно обнаружить аминокислоты и другие органические кислоты, нуклеотиды, различные виды белков и РНК и т. д.

Кроме этого, в цитоплазме находится целый ряд структур, каждая из которых имеет закономерные особенности строения и поведения в различ-

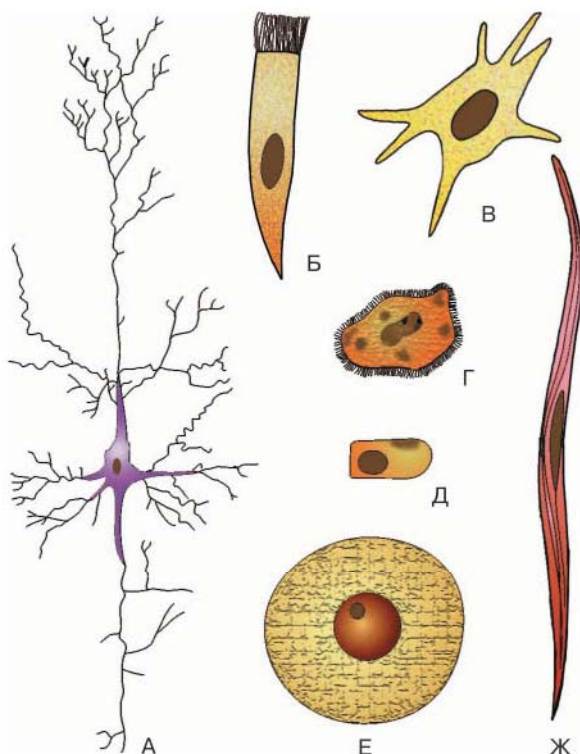


Рис. 5.7. Некоторые типы эукариотических клеток:
А — нейрон; Б — клетка реснитчатого эпителия;
В — амёба;
Г — инфузория;
Д — клетка цилиндрического эпителия;
Е — яйцеклетка;
Ж — гладкомышечная клетка

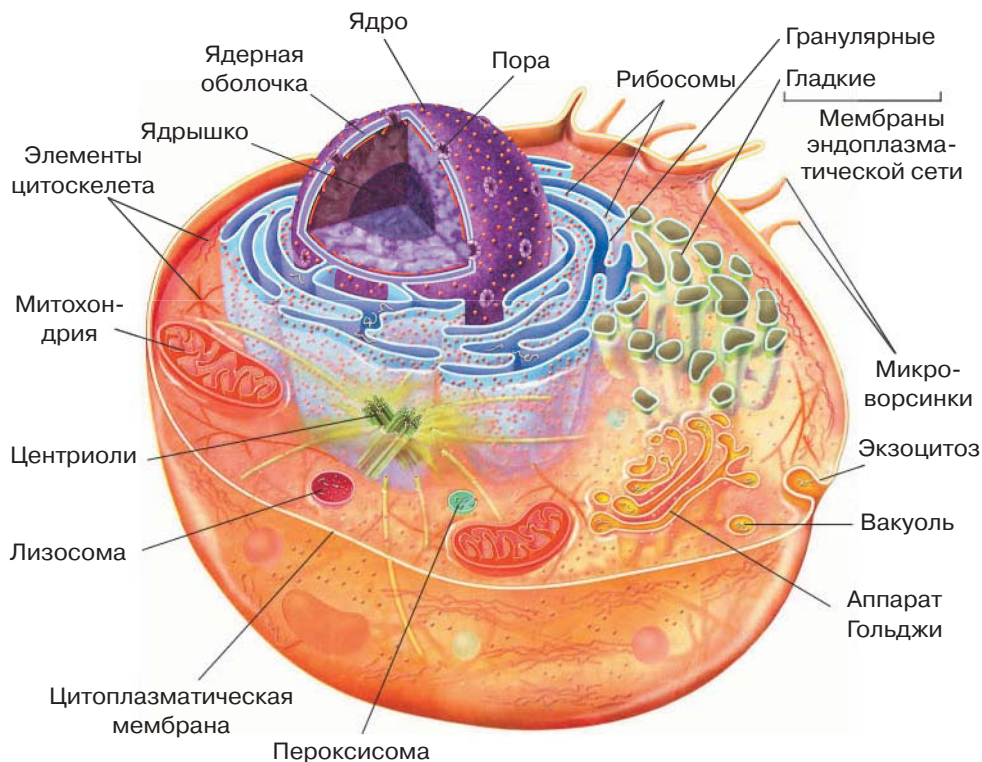


Рис. 5.8. Модель эукариотической животной клетки

ные периоды жизнедеятельности клетки. Каждая из этих структур — *органойдов*, или *органелл*, — обладает определённой функцией. Есть органойды, свойственные всем клеткам, — митохондрии, клеточный центр, аппарат Гольджи, рибосомы, эндоплазматическая сеть, лизосомы, а также органойды, присущие только определённым типам клеток, — миофибриллы, реснички и ряд других. Органойды, постоянно присутствующие в клетке, — жизненно важные составные части цитоплазмы. Также откладываются в цитоплазме различные вещества — включения. *Включениями* называют непостоянные структуры цитоплазмы (а иногда и ядра), которые, в отличие от органойдов, то возникают, то исчезают в процессе жизнедеятельности клетки. Плотные включения называют гранулами, жидкие — вакуолями. В процессе жизнедеятельности в клетках накапливаются продукты обмена веществ (пигменты, белковые гранулы в секреторных клетках) или запасные питательные вещества (глыбки гликогена, капли жира). Таким образом, включения выполняют преимущественно резервные функции. Кроме этого, в клетках некоторых тканей могут накапливаться абиогенные вещества, например частички угольной пыли в лёгких у курильщиков.

В основе структурной организации клетки лежит мембранный принцип строения. Это означает, что клетка в основном построена из мембран. Все

они имеют сходное строение. В настоящее время общепринята модель мозаичного строения мембран (рис. 5.9). В соответствии с этими представлениями биологическая мембрана образована двумя рядами фосфолипидов, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены многочисленные и разнообразные молекулы белков, иногда пронизывая её насквозь. Именно белки, интегрированные в мембраны, — разнообразные ферменты, транспортные белки, рецепторы и многие другие определяют направление функциональной активности того или иного органоида. Кроме того, в состав мембран входит холестерин, делающий их более жёсткими.

Наружная цитоплазматическая мембрана имеется у всех клеток и отграничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды, образуя поверхность клетки и выполняя в первую очередь барьерную функцию. Поверхность живой клетки находится в непрерывном движении. На ней появляются выросты и впячивания, она совершает волнообразные колебательные движения, в ней постоянно перемещаются макромолекулы.

Главный вывод из наблюдений за клеточной поверхностью заключается в том, что она неоднородна, структура поверхности в разных её участках неодинакова, различны и их физиологические свойства. Таким образом, поверхность клетки представляет собой морфологическую и функциональную мозаику. Она обладает высокой прочностью и эластичностью, легко и быстро восстанавливает свою целостность при небольших повреждениях.

Однако поверхность клетки не сплошная. В цитоплазматической мембране есть многочисленные мельчайшие отверстия — поры, а точнее — каналы, через которые с помощью ферментов внутрь клетки могут проникать ионы и мелкие молекулы. Кроме того, ионы и небольшие органические молекулы, такие как аминокислоты, некоторые моносахариды и другие мономеры биологических полимеров, синтезируемых в клетке, могут попадать в клетку непосредственно через мембрану. Поступление ионов и молекул в клетку — далеко не всегда пассивная диффузия. Преимущественно это активный транспорт, требующий затрат энергии в виде значительного коли-



Рис. 5.9. Схема строения биологической мембраны

чества АТФ. Транспорт веществ через наружную цитоплазматическую мембрану носит избирательный характер: она легко проницаема для одних веществ и непроницаема для других. Так, концентрация ионов K^+ в клетке всегда выше, чем в окружающей среде, а ионов Na^+ , напротив, всегда больше в межклеточной жидкости. Избирательная проницаемость клеточной мембраны носит название *полупроницаемости*. Помимо указанных способов, химические соединения и твёрдые частицы могут проникать в клетку путём *эндоцитоза* — пино- или фагоцитоза (рис. 5.10). Различают эндоцитоз неспецифический, в результате которого в клетку попадают различные молекулы и частицы, например сажа в клетки лёгких и лейкоциты. При специфическом эндоцитозе происходит связывание определённых молекул с рецепторами. Мембрана клеток образует выпячивания, края выпячиваний смыкаются, захватывая межклеточную жидкость (*пиноцитоз*) или твёрдые частицы (*фагоцитоз*). Пиноцитоз — один из важнейших и основных механизмов проникновения в клетку высокомолекулярных соединений. Размеры образующихся пиноцитозных вакуолей от 0,01 до 1,2 мкм. Через некоторое время вакуоль погружается в цитоплазму и отшнуровывается. Количество пино- и фагоцитозных вакуолей — *эндосом* — достигает иногда значимых количеств. Так, клетки кишечного эпителия образуют до 1000 эндосом в секунду, а лейкоциты — не более 100 в минуту. Существует функциональная связь между вакуолями, доставляющими в клетку различные вещества (белки, полисахариды, жиры и нуклеиновые кислоты), и лизосомами, ферменты которых расщепляют эти вещества.

Таким образом, весь цикл внутриклеточного пищеварения состоит из четырёх последовательных фаз: поступление вещества путём пино- или фагоцитоза, их расщепление под действием ферментов лизосом, перенос продуктов расщепления в цитоплазму (вследствие изменения проницаемости мембраны пищеварительных вакуолей) и, наконец, выведение наружу непереваренных остатков — *экзоцитоз* (рис. 5.11). Механизм экзоцитоза по сути противоположен процессу поступления молекул в клетку — эндоцитозу. Сами вакуоли могут уплотняться и превращаться в мелкие цитоплазматические гранулы.

На наружной поверхности цитоплазматической мембраны любой клетки расположены разнообразные рецепторы, имеющие гликопротеидную природу. Это аппарат клетки, воспринимающий раздражения. Далеко не все химические вещества, в том числе и биологические регуляторы (гормоны, нейромедиаторы и др.), проникают в клетку. Они взаимодействуют с рецепторами клеточной поверхности и через изменения их структурной организации при участии молекул-посредников запускают те или иные процессы метаболизма в клетке. Кроме биологических регуляторов, с рецепторами наружной цитоплазматической мембраны связываются вирусы и бактерии. Этим во многом определяется специфичность ряда инфекций. Например, вирусы, вызывающие респираторные инфекции, проникают в клетки дыхательных путей вследствие взаимодействия со специфическими для них рецепторами. Вирусы гепатита поражают клетки печени, на поверхности которых расположены другие, специфические для этих вирусов рецепторы.

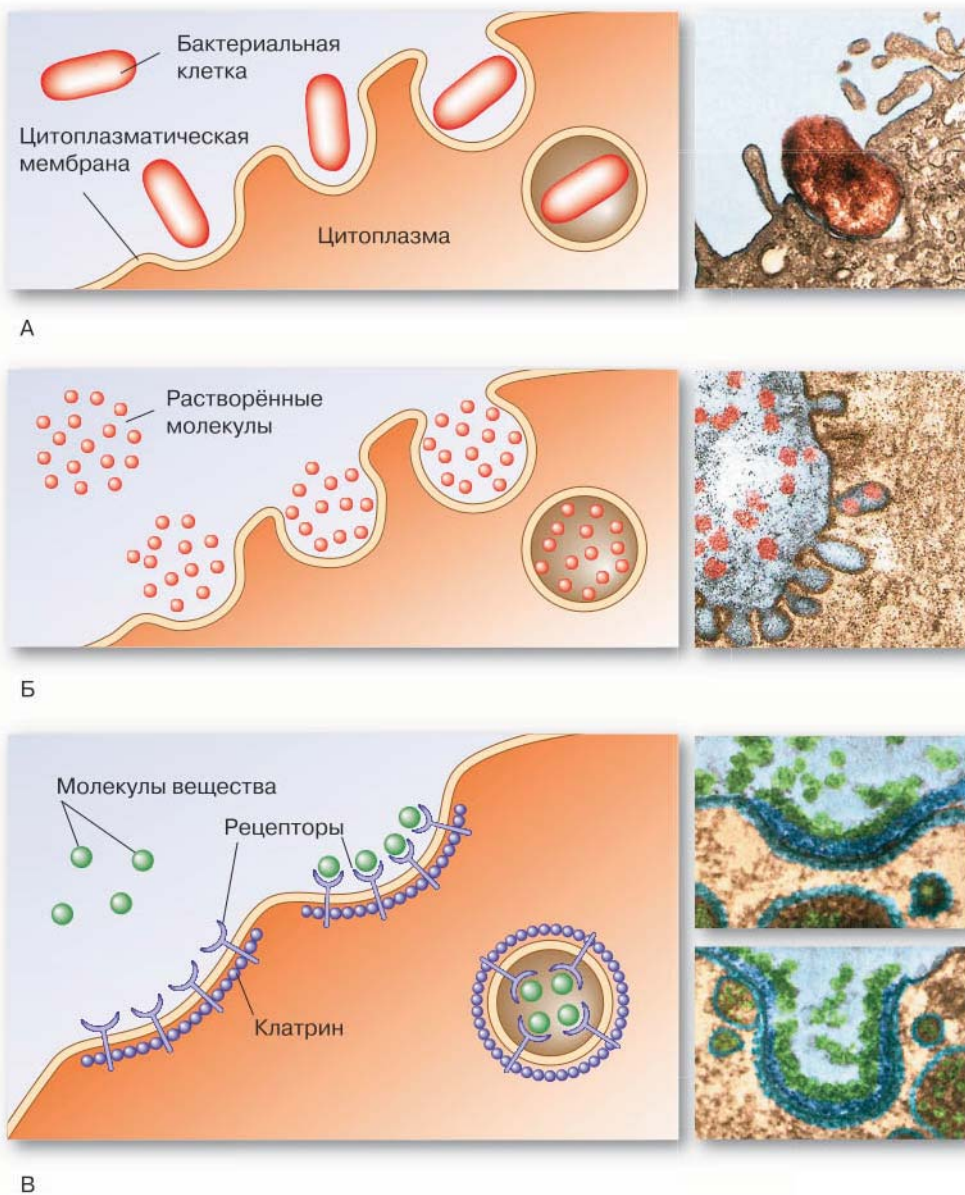


Рис. 5.10. Различные формы эндоцитоза: А — фагоцитоз; Б — пиноцитоз; В — перенос молекул вещества при помощи рецепторов (клатрин — один из важнейших белков, участвующих в образовании пиноцитозной вакуоли). Справа — электронные микрофотографии процессов

Не менее важна для клетки информационная функция цитоплазматической мембраны, обусловленная наличием на наружной поверхности разнообразных антигенов, определяющих её «лицо» — принадлежность к опреде-



Рис. 5.11. Экзоцитоз: А — схема; Б — электронная микрофотография

лённому типу клеток. Такие антигены получили название *антигенов тканевой специфичности* (принадлежности) (см. рис. 3.12). К примеру, в организме человека насчитывают более 300 клеточных типов, из которых около 100 имеют конечную стадию дифференцировки (терминальная дифференцировка: эритроцит, ооцит, нейрон и др.). Каждый из этих клеточных типов несёт на своей поверхности набор антигенов, делающих клетку уникальной.

На поверхности всех клеток позвоночных животных располагаются и белки главного комплекса гистосовместимости — тканевой совместимости. Это интегрированные гликопротеиды, причём каждый организм имеет свой уникальный набор таких белков и гликопротеидов, отличающий его даже от ближайшего родственника.

С внутренней поверхностью цитоплазматической мембраны связаны элементы цитоскелета (см. рис. 3.13, 5.20).

Цитоплазматическая мембрана выполняет ещё одну функцию — обеспечивает связь между клетками в тканях многоклеточных организмов как путём образования многочисленных складок и выростов, так и вследствие выделения клетками плотного цементирующего вещества, заполняющего межклеточное пространство (рис. 5.12). Оно содержит так называемые контактины — белки или гликопротеиды, усиливающие адгезию (слипание клеток).

Различают несколько видов клеточных контактов, соединяющих отдельные клетки в ткань. Количество и степень выраженности каждого вида соединений клеток зависят напрямую от величины механической нагрузки на ткань и её структурной организации — архитектоники. На рисунке 5.12 приведены схемы организации прилегающих друг к другу мембран расположенных рядом клеток. Во-первых, это *щелевой контакт*, где находится межклеточная (тканевая) жидкость. Плотный контакт соединяет соседние клетки способом, напоминающим стёганое одеяло, только вместо ниток крепёжным материалом выступают комплексы специальных белков — *коннектисомы*. Третий вид соединения клеток — *десмосомы* — наиболее прочный. Они сформированы целым комплексом внутриклеточных и внеклеточных белков, укреплённых со стороны цитоплазмы каждой клетки

нитеями цитоскелета. Существуют и специальные межклеточные контакты, например синаптические взаимодействия, характерные для нейронов нервной системы, а также между нервными клетками и другими образованиями — мышечным волокном. Есть и другие формы контактов клеток, характерные как для животных, так и для растительных клеток.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) — это органоид, который представляет собой разветвлённую сеть каналов и полостей в цитоплазме клетки, расположенную вокруг ядра и образованную мембранами (рис. 5.13). Особенно много каналов этой сети в клетках с интенсивным обменом веществ. В среднем объём эндоплазматической сети составляет от 30 до 50% всей клетки.

Различают два вида мембран эндоплазматической сети: гладкие и шероховатые. На мембранах *гладкой ЭПС* находятся ферментные системы,

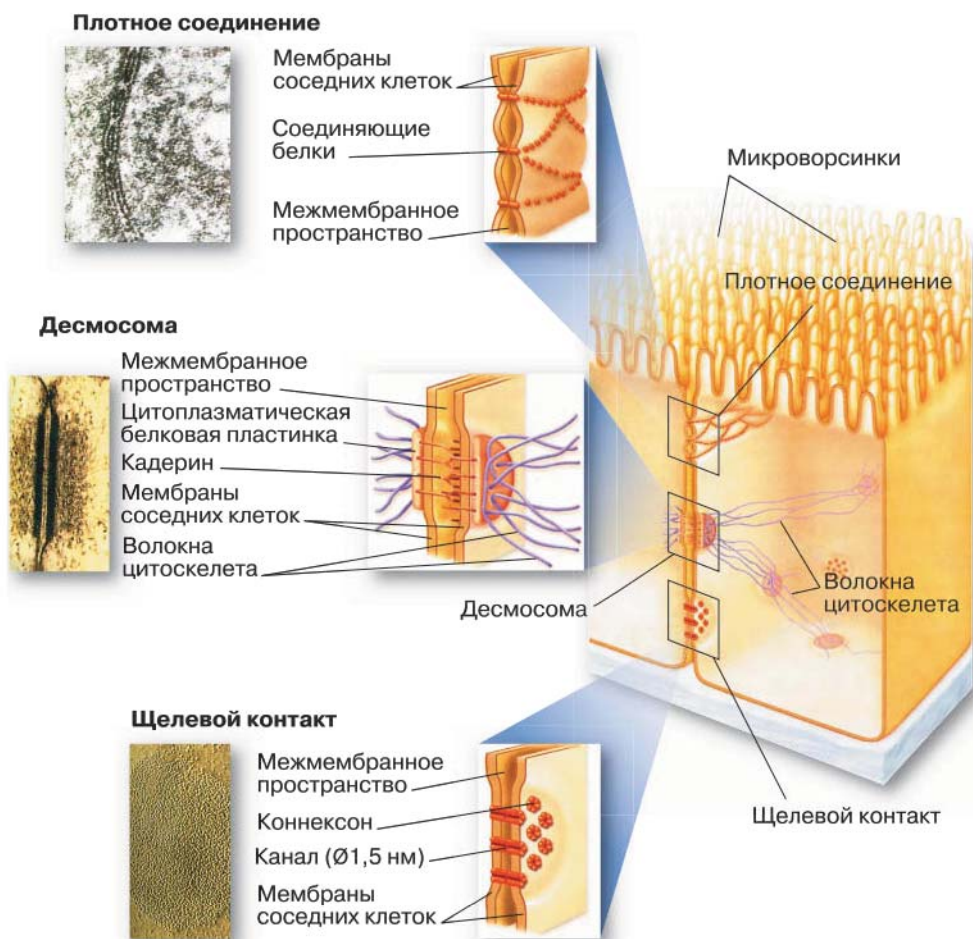


Рис. 5.12. Схемы строения различных видов межклеточных контактов (слева — их электронные микрофотографии)

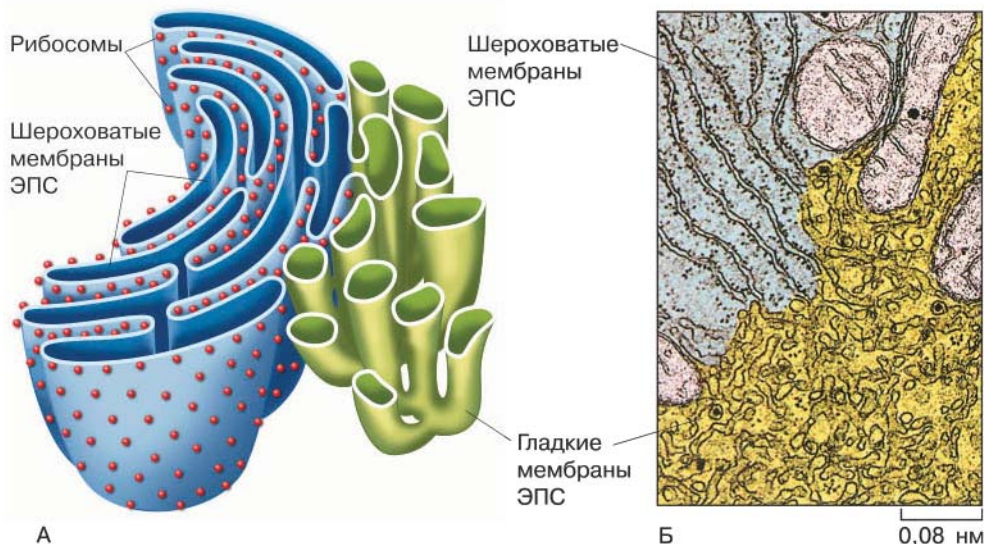


Рис. 5.13. Каналы и полости эндоплазматической сети:

А — объёмная модель; Б — электронная микрофотография

участвующие в жировом и углеводном обмене. Такие мембраны преобладают в клетках сальных желёз, где осуществляется синтез жиров, в клетках печени (синтез гликогена), в клетках, богатых запасными питательными веществами (семена растений). Основная функция мембран *шероховатой*, или *гранулярной*, ЭПС — синтез белков, который осуществляется в рибосомах, прикреплённых к мембранам. Здесь синтезируются две основные группы белков. Одни из них предназначены для выделения из клетки (белки-ферменты пищеварительного тракта), другие же в процессе трансляции встраиваются в мембраны и служат для обеспечения внутриклеточных потребностей.

Преимущественно на гранулярных мембранах ЭПС происходит синтез фосфолипидов, сборка самих мембран и в том числе включение в неё холестерина. Ферменты, участвующие в образовании липидов, встроены в мембраны ЭПС. Вновь синтезированные липиды встраиваются в мембрану ЭПС, билипидный слой растёт. В результате увеличивается поверхность вакуоли или крупной полости (цистерны). Параллельно происходит встраивание специфических белков, синтезированных на гранулярных ЭПС.

Следовательно, гранулярные мембраны ЭПС представляют собой «фабрику» клеточных мембран. От того, какие интегральные и периферические белки будут синтезироваться на рибосомах ЭПС и какие фосфолипиды образуются и включаются в мембрану, зависит тип формирующегося нового фрагмента мембраны: будет он компонентом самой ЭПС, мембран аппарата Гольджи, лизосомы или наружной цитоплазматической мембраны.

По каналам ЭПС транспортируются вещества, в том числе синтезированные на мембранах. Мембраны эндоплазматической сети выполняют

ещё одну функцию — пространственного разделения ферментных систем клетки, что необходимо для их последовательного вступления в биохимические превращения. Кроме этого, мембраны ЭПС разграничивают разнонаправленные процессы метаболизма.

Таким образом, эндоплазматическая сеть — общая внутриклеточная циркуляционная система, по каналам которой осуществляется транспорт веществ, а на мембранах этих каналов находятся многочисленные ферменты, обеспечивающие жизнедеятельность клетки.

Рибосомы представляют собой сферические частицы диаметром 17,0—35,0 нм, состоящие из двух субъединиц (рис. 5.14). Они содержат примерно равное количество белков и РНК. Рибосомы имеются во всех клетках как прокариотических, так и эукариотических.

Рибосомальные РНК (рРНК) синтезируются в ядре на молекуле ДНК одной или нескольких хромосом в зоне ядрышка. Сюда же из цитоплазмы поступают рибосомальные белки. В результате взаимодействия рРНК и белков формируются субъединицы рибосом, которые затем покидают ядро. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикреплены к поверхности мембран эндоплазматической сети. Причём в дифференцированных клетках рибосом, ассоциированных с мембранами, больше, чем в недифференцированных — эмбриональных и делящихся. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — **полирибосомы**. В таких комплексах рибосомы связаны одной молекулой иРНК.

Как вы помните, в главе 4 мы рассмотрели механизм биологического синтеза белка. В этом процессе на этапе трансляции важную роль выполняют рибосомы, так как в их активном центре происходит взаимодействие антикодона тРНК с кодоном иРНК. Вспомним также, что рибосомы передвигаются по молекуле иРНК триплет за триплетом. Следовательно, главная задача рибосом заключается в том, чтобы сделать кодоны РНК последовательно доступными для контакта с антикодонами тРНК. Это позволяет всегда реализовывать одну и ту же последовательность нуклеотидов иРНК в одинаковые последовательности аминокислот полипептидных цепей.

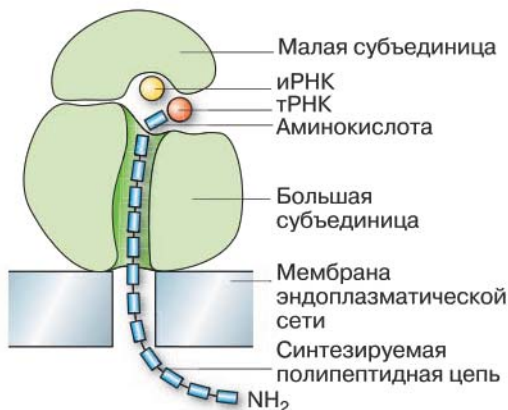


Рис. 5.14. Схема строения рибосомы

Комплекс Гольджи, или **аппарат Гольджи (АГ)**, тесно контактирует с гладкими мембранами ЭПС и часто расположен вблизи ядра и клеточного центра. Основной структурный элемент АГ — гладкая мембрана, которая образует мембранные пакеты уплощённых цистерн, крупные вакуоли и мелкие пузырьки (рис. 5.15).

Синтезированные на мембранах эндоплазматической сети белки, полисахариды, жиры по системе канальцев ЭПС транспортируются к комплексу Гольджи, конденсируются внутри его структур и «упаковываются» в виде секрета, готового к выделению, либо используются в самой клетке в процессе её жизнедеятельности (рис. 5.16). На мембранах АГ расположены ферменты, завершающие гликозилирование белков и, следовательно, образование гликопротеидов; происходит синтез компонентов внеклеточного вещества — матрикса. Одной из важнейших, но пока до конца не исследованной функцией АГ является сортировка синтезированных в клетке белков. Примером этого, кроме перечисленного выше, служит и формирование лизосом, участвующих во внутриклеточном пищеварении.

Лизосомы — небольшие шаровидные тельца диаметром около 0,4 мкм, окружённые одной мембраной. В лизосомах находится около 40 различных ферментов, способных расщеплять белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, липиды и другие вещества. Расщепление веществ с помощью ферментов называется *лизисом* (от греч. *lysis* — расщепление), откуда и происходит название органоида. Лизосомы образуются из структур комплекса Гольджи либо непосредственно из эндоплазматической сети. Они приближаются к пиноцитозным или фагоцитозным вакуолям и, сливаясь с ними, образуют вторичные лизосомы, или пищеварительные вакуоли.

Таким образом, одна из особенностей функции лизосом — участие во внутриклеточном переваривании пищевых веществ. Кроме того, лизосомы

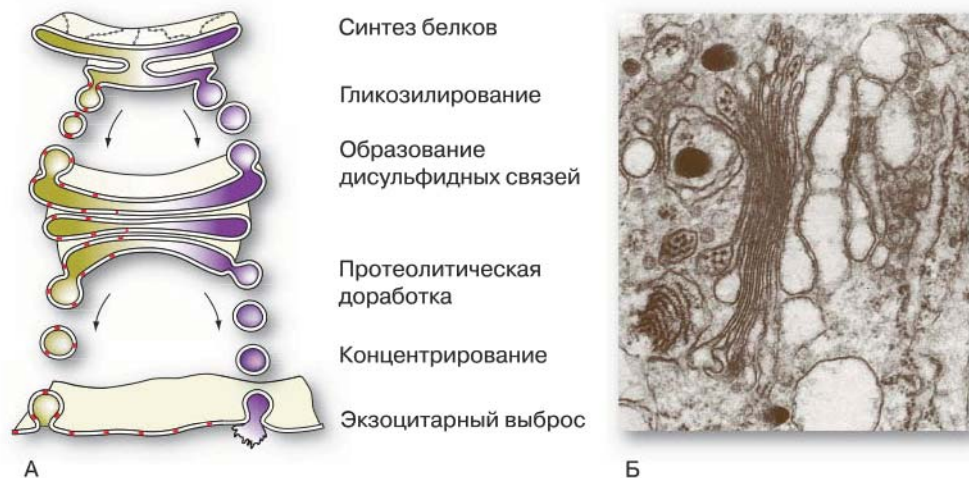


Рис. 5.15. Каналы и полости аппарата Гольджи: А — схема; Б — электронная фотография

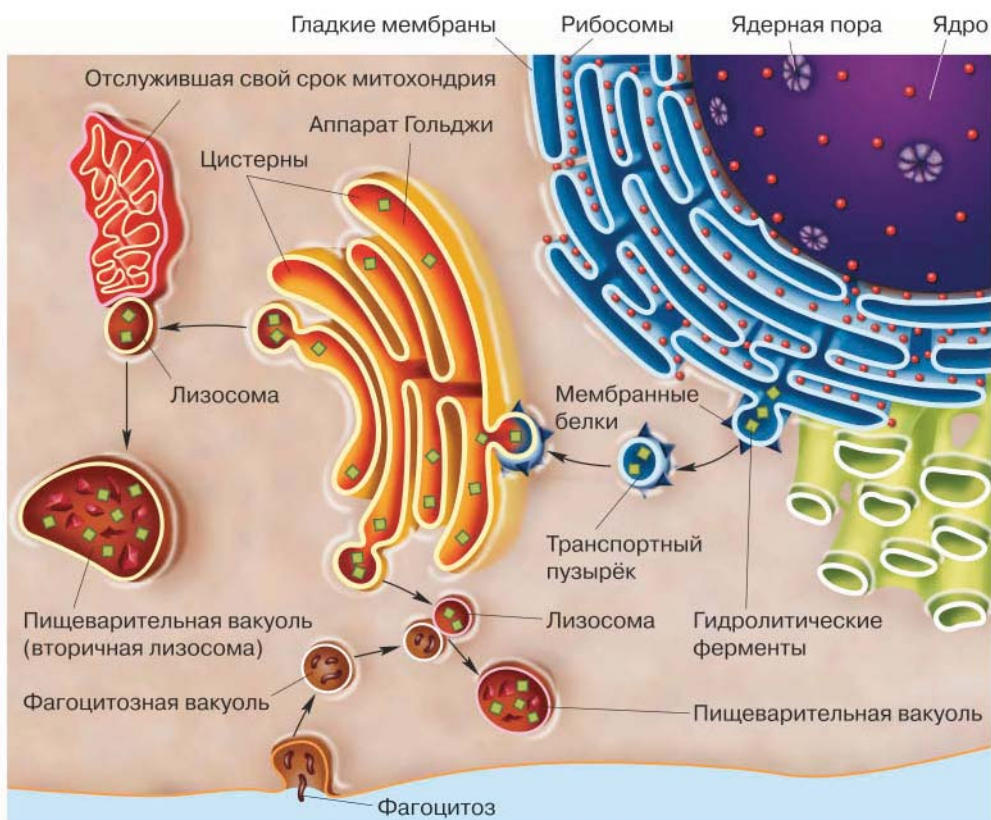


Рис. 5.16. Участие аппарата Гольджи во внутриклеточном пищеварении

могут разрушать структуры клетки при её отмирании, целые клетки в ходе эмбрионального развития и метаморфоза, когда происходит замена зародышевых тканей на постоянные (см. гл. 7), и в ряде других случаев. По-видимому, переваривание структур, образованных самой клеткой, играет важную роль в нормальном обмене веществ клеток. Однако пока неизвестно, каким образом лизосомы «распознают» внутриклеточный материал, подлежащий разрушению.

Пероксисомы представляют собой образования размером от 0,3 до 4,5 мкм, окружены мембраной, внутри которых располагается сердцевина (рис. 5.17). В зоне сердцевины находятся различные кристаллические структуры и фибриллы. Учёные обнаружили в пероксисомах ферменты метаболизма перекиси водорода, образующегося в ряде биохимических превращений. Так как H_2O_2 является токсическим агентом для клеток, то каталаза органоида играет важную защитную роль.

У животных, а также у некоторых растений, в частности при прорастании семян, ферментные системы пероксисом играют важную роль в превращении жиров в легко окисляемые углеводы.

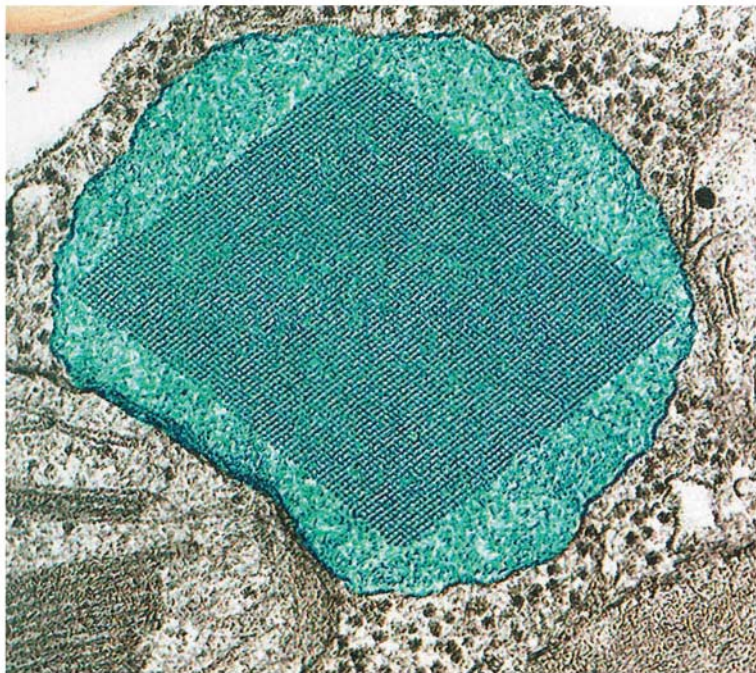


Рис. 5. 17. Электронная микрофотография пероксисомы

Митохондрии. Эти органоиды имеются практически во всех типах эукариотических клеток одноклеточных и многоклеточных организмов. Всеобщее распространение митохондрий в животном и растительном мире указывает на важную роль, которую они играют в клетке. Митохондрии имеют различную форму — сферических, овальных и цилиндрических телец (рис. 5.18), могут быть нитевидной формы, формировать соединения друг с другом, образуя митохондриальную «сеть» цитоплазмы. Известны и гигантские разветвлённые митохондрии у одноклеточных животных.

Обычно размеры митохондрий составляют от 0,2 до 1 мкм в диаметре и до 7 мкм длины. Длина нитевидных форм достигает 15—20 мкм. Количество митохондрий в разных клетках неодинаково и зависит от функциональной активности ткани: их больше там, где интенсивнее идут синтетические процессы (печень) или велики затраты энергии. Так, митохондрий больше в мышечных волокнах грудной мышцы хорошо летающих птиц, чем у нелетающих. Число митохондрий может быстро увеличиваться путём деления, что обусловлено наличием кольцевой молекулы ДНК в их составе.

Стенка митохондрии состоит из двух мембран — наружной и внутренней. Наружная — гладкая, а от внутренней в глубь органоида отходят перегородки, или *кристы* (от лат. *crista* — гребень). На мембранах крист располагаются многочисленные грибовидные комплексы ферментов — АТФ-сомы, участвующие в энергетическом обмене. Количество гребней,

определяющее площадь поверхности мембраны, занятую прикреплёнными к ней ферментами, зависит от функции клеток. В митохондриях мышечных волокон гребней очень много, они занимают всю внутреннюю полость органоида. В клетках зародыша кристы единичны. В митохондриях имеется большое количество мелких, как у прокариот, рибосом и идёт интенсивный частично независимый от ядра синтез белков. Информация об их структуре находится в кольцевой молекуле ДНК самой митохондрии.

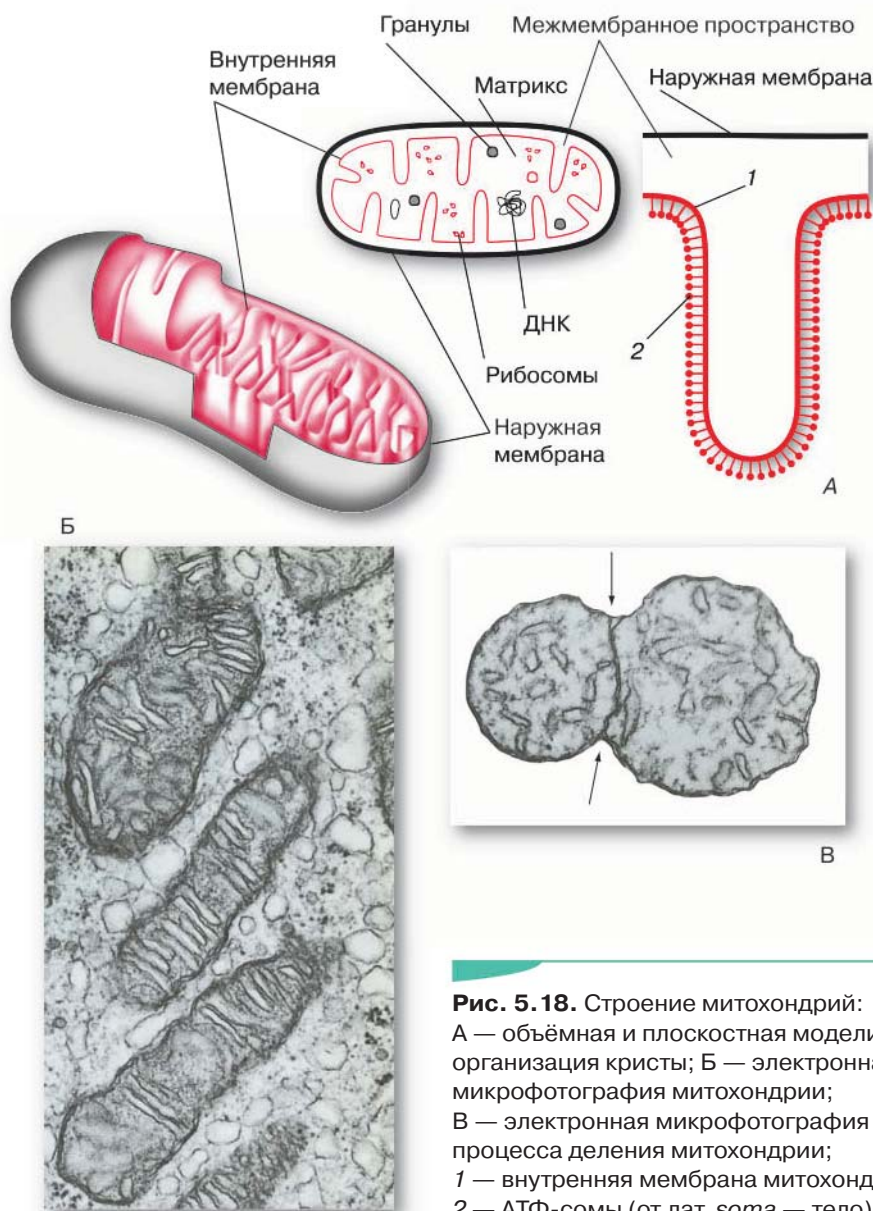


Рис. 5.18. Строение митохондрий: А — объёмная и плоскостная модели, организация кристы; Б — электронная микрофотография митохондрии; В — электронная микрофотография процесса деления митохондрии; 1 — внутренняя мембрана митохондрии; 2 — АТФ-сомы (от лат. *soma* — тело)

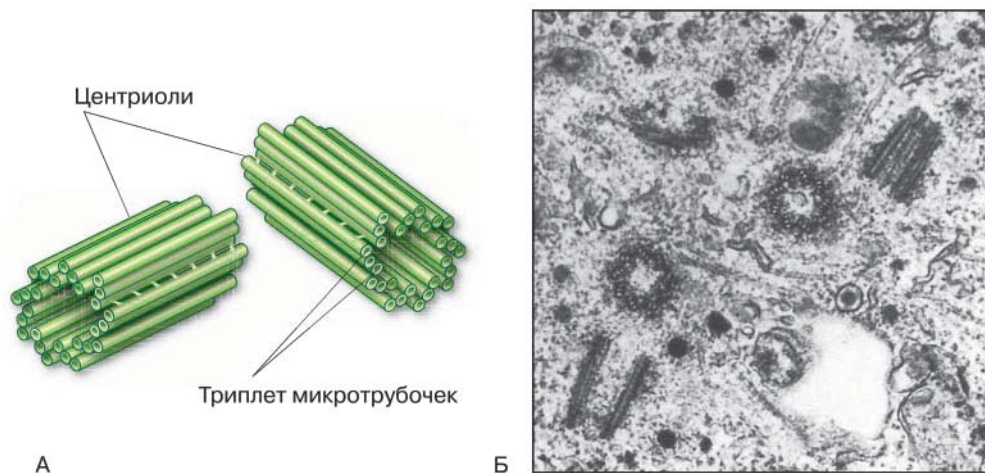


Рис. 5.19. Строение клеточного центра: А — объёмная модель; Б — электронная фотография

Основная функция митохондрии связана с окислением органических соединений и использованием освобождающейся при распаде этих соединений энергии в синтезе молекул АТФ. Поэтому митохондрии часто справедливо называют энергетическими станциями клетки.

Клеточный центр состоит из двух очень маленьких телец цилиндрической формы, расположенных под прямым углом друг к другу (рис. 5.19). Эти тельца называются *центриолями*. Как видно на электрограмме, полученной с помощью значительного увеличения электронного микроскопа, стенка центриоли состоит из девяти пучков, включающих в себя по три микротрубочки диаметром 25 нм, образованные белками тубулинами.

Центриоли относятся к самовоспроизводящимся органоидам цитоплазмы. Их воспроизведение, по-видимому, осуществляется путём самосборки из белковых субъединиц.

Клеточный центр играет важную роль в клеточном делении: от центриолей начинается рост веретена деления (ахроматинового веретена). Кроме этого, учёные полагают, что ферменты клеточного центра принимают активное участие в процессе перемещения дочерних хромосом к разным полюсам в анафазе митоза (см. рис. 5.32) и в мейозе.

У высших растений и грибов нет клеточного центра с чётко выраженными центриолями. Его заменяет так называемый центр организации микротрубочек, не имеющий чёткой локализации. Например, в клетках высших растений сборка микротрубочек происходит по периферии ядра, от которого они расходятся в радиальном направлении.

Одной из отличительных особенностей эукариотической клетки является развитие в её цитоплазме скелетных образований в виде микротрубочек и пучков белковых волокон — **цитоскелета**. Появление внутреннего клеточ-

ного скелета считают одним из крупных ароморфозов, произошедших на рубеже архейской и протерозойской эр.

Элементы цитоскелета тесно связаны с наружной цитоплазматической мембраной и ядерной оболочкой, образуют сложные переплетения в цитоплазме (рис. 5.20).

Существует три системы нитей — филаментов, различающихся по химическому составу, ультраструктуре и функциональным свойствам. Самые тонкие, диаметром около 6 нм, состоят в основном из белка актина. К другой группе относятся *микротрубочки*, которые имеют диаметр 25 нм и образованы в основном белком тубулином. Третья группа представлена *промежуточными нитями* с диаметром около 10 нм, образующимися из разных белков.

Общим для элементов цитоскелета является то, что все они представляют собой белковые, нестабильные, способные к полимеризации и деполимеризации, неветвящиеся фибриллярные полимеры. Такая нестабильность обеспечивает клеточную подвижность, например изменение формы клетки. Некоторые компоненты цитоскелета при участии специальных дополнительных белков могут образовывать сложные фибриллярные ансамбли и играть роль каркаса (клетки цилиндрического или кубического эпителия). При взаимодействии с другими специальными белками — моторными — они могут участвовать в разнообразных клеточных движениях.

Различают два принципиально различных способа движения. Первый из них основан на способности актина и тубулина к полимеризации и деполимеризации, что при связи этих белков с плазматической мембраной может вызвать её морфологические изменения в виде образований выростов (псевдоподий). Псевдоподии и тонкие выросты (филоподии) могут или втягивать-

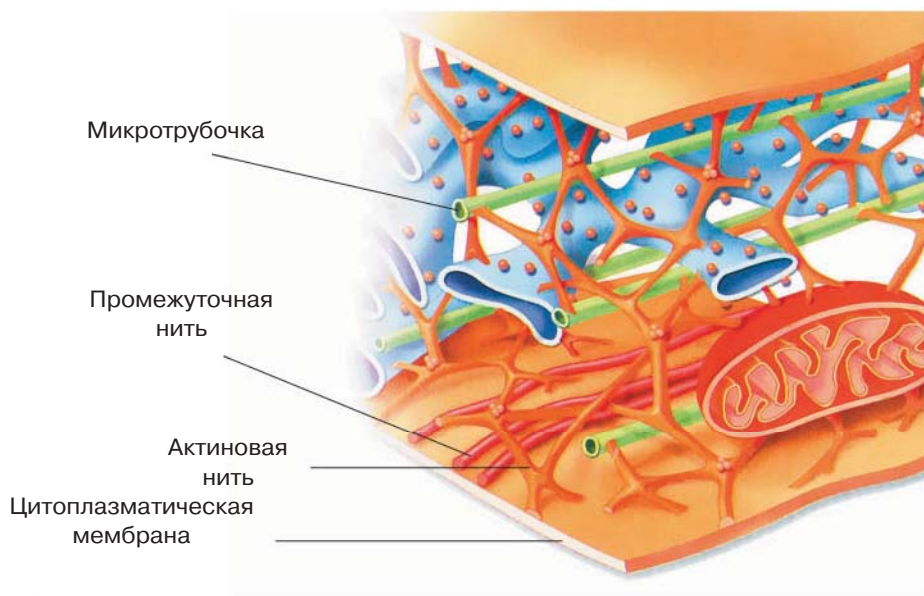


Рис. 5.20. Элементы цитоскелета

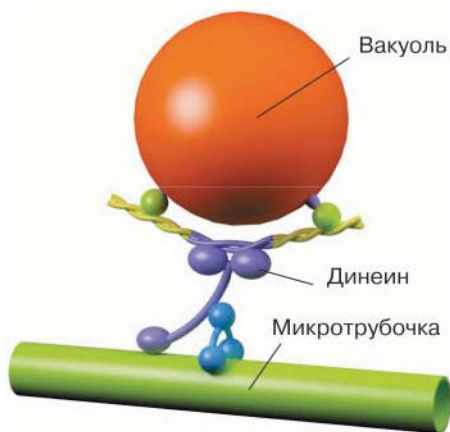


Рис. 5.21. Механизм движения цитоплазматических структур в цитоплазме. Белок динеин перемещается по поверхности микротрубочек цитоскелета, осуществляя передвижение вакуоли

ся обратно в клетку, или закрепляться на поверхности, а затем участвовать в перемещении самой клетки.

При другом способе передвижения фибриллы актина или тубулина являются направляющими структурами, по которым перемещаются специальные подвижные белки, которые могут связываться с мембранными или фибриллярными компонентами клетки и тем самым обеспечивать их перемещение (рис. 5.21).

Опорные элементы цитоплазмы определяют форму, обеспечивают движение внутриклеточных структур и перемещение всей клетки. В клетках некоторых простейших (тип Инфузории, класс Жгутиковые) пучки волокон и микротрубочек цитоскелета хорошо выражены на протяжении почти всего жизненного цикла. Они занимают постоянное место в цитоплазме и разли-

чимы при небольшом увеличении микроскопа или лупы. В других случаях цитоскелет мобилен — легко перестраивается, например у амёб и в клетках многоклеточных животных (лейкоциты), обеспечивая быстрое изменение формы клетки, образование ложноножек и её амёбоидное перемещение.

Жгутики и реснички — это органоиды движения. Они характерны как для одноклеточных организмов (жгутиковые и инфузории), так и для некоторых клеток многоклеточных организмов (клетки некоторых эпителиев, сперматозоиды). Жгутики и реснички имеют общий план строения (рис. 5.22). Большая часть органоида, обращённая в сторону окружающей среды, представляет собой цилиндр, стенку которого образуют девять пар

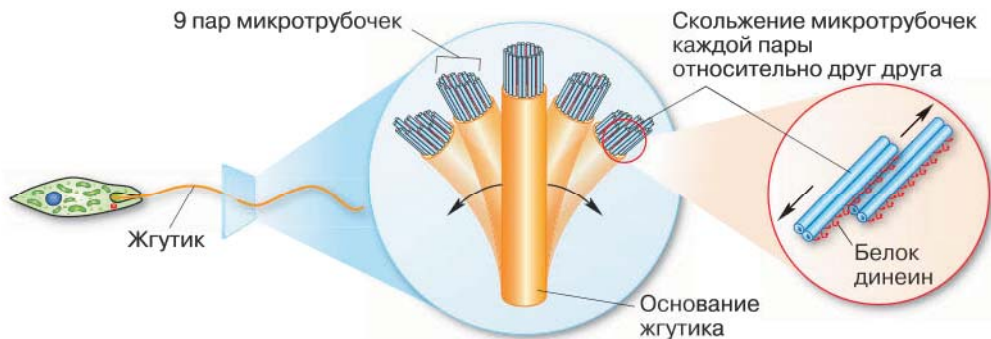


Рис. 5.22. Схема строения и работы жгутика

микротрубочек; в центре расположены две осевые микротрубочки. Эта часть полностью или на большем протяжении покрыта участком наружной цитоплазматической мембраны. В основании органоидов, в наружном слое цитоплазмы, расположено базальное (основное) тельце, в котором к каждой паре микротрубочек, образующих наружную часть жгутика или реснички, прибавляется ещё одна короткая микротрубочка. Таким образом, базальное тельце оказывается образованным из девяти триад микротрубочек и имеет сходство с компонентом клеточного центра — центриолю. Движение жгутиков и ресничек обусловлено скольжением микротрубочек каждой пары относительно друг друга, при котором затрачивается большое количество энергии в виде АТФ. Перед делением клетки наружная часть органоида отбрасывается, а базальное тельце удваивается. Дочерние базальные тельца в процессе деления цитоплазмы вместе с другими клеточными структурами распределяются между дочерними клетками. После завершения митоза в каждой дочерней клетке от базального тельца вновь отрастает наружная часть жгутика или реснички.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- В основе строения клетки лежит мембранный принцип организации.
- Цитоплазма эукариотической клетки разделена на отдельные специализированные на выполнении определённых функций отделы — компартменты.
- Органоиды являются структурными специализированными отделами клетки.
- Эндоплазматическая сеть — главный синтетический компартмент клетки.
- В аппарате Гольджи происходит накопление, концентрация и упаковка веществ, секретируемых клеткой.
- Ряд органоидов клетки обладает способностью к самовоспроизведению, в основе которого лежит редупликация кольцевой молекулы ДНК, входящей в их состав.
- Центриоли, а также базальные тельца жгутиков и ресничек способны к воспроизведению путём самосборки.
- В отличие от прокариот, у всех эукариотических клеток имеется цитоскелет.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

1. Какими основными чертами строения характеризуется эукариотическая клетка?
2. Какие структуры клетки называют включениями? Приведите примеры.
3. Что лежит в основе структурной организации клетки?
4. Как устроены мембраны клетки?

- 5 Какие функции выполняет наружная цитоплазматическая мембрана?
- 6 Какими путями осуществляется обмен веществ между клеткой и окружающей средой? Что такое пиноцитоз? Что такое фагоцитоз?
- 7 Перечислите органоиды клетки и укажите их функции.
- 8 В чём различие между гладкими и шероховатыми мембранами эндоплазматической сети?
- 9 Какие органоиды клетки содержат ДНК и способны к самовоспроизведению?

5.2.2. Клеточное ядро

Ядро — важнейшая составная часть клетки. Клеточное ядро содержит ДНК, т. е. гены, и благодаря этому выполняет две главные функции: 1) хранения и воспроизведения генетической информации и 2) обеспечения и регуляции процессов обмена веществ, протекающих в клетке.

Безъядерная клетка не может долго существовать, и ядро тоже не способно к самостоятельному существованию, поэтому цитоплазма и ядро образуют взаимозависимую систему. Большинство клеток имеет одно ядро. Нередко можно наблюдать 2—3 ядра в одной клетке (клетки печени (рис. 5.23)). Известны и многоядерные клетки, причём число ядер может достигать нескольких десятков. В некоторых тканях в процессе развития отдельные клетки сливаются в единое целое, образуя многоядерные образования — *симпласты* (от лат. *sim* — вместе), например мышечные волокна поперечно-полосатой мускулатуры. Увеличение числа ядер в некоторых типах клеток приводит к усилению их физиологической активности.

Форма ядра зависит большей частью от формы клетки, но может быть и совершенно неправильной. Различают ядра шаровидные и многолопастные. Впячивания и выросты ядерной оболочки значительно увеличивают поверхность ядра и тем самым усиливают связь ядерных и цитоплазматических структур и веществ.

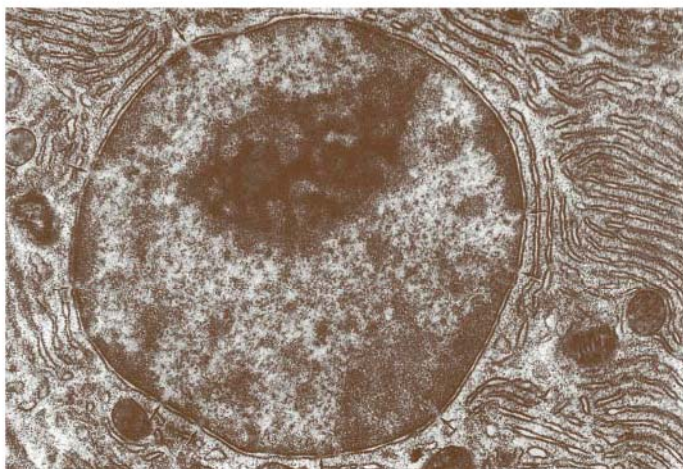


Рис. 5.23. Электронная микрофотография ядра печёночной клетки

Ядро окружено оболочкой, которая состоит из двух мембран, имеющих типичное строение. Наружная ядерная мембрана с поверхности, обращённой в цитоплазму, часто покрыта рибосомами, а внутренняя — гладкая. Помимо рибосом, на наружной мембране ядерной оболочки расположены многочисленные рецепторы и белки-переносчики.

Ядерная оболочка — часть мембранной системы клетки. Выросты внешней ядерной мембраны соединяются с каналами эндоплазматической сети, образуя единую систему сообщающихся каналов. Обмен веществ между ядром и цитоплазмой осуществляется тремя основными путями. Во-первых, ядерная оболочка пронизана многочисленными порами, через которые происходит обмен молекулами между ядром и цитоплазмой (рис. 5.24). Во-вторых, вещества из ядра в цитоплазму и обратно могут попадать вследствие отшнуровывания впячиваний и выростов ядерной оболочки. Наконец, перенос множества веществ, например стероидных гормонов (гормонов коры надпочечников или половых гормонов), непосредственно взаимодействующих с молекулами ДНК, происходит благодаря ферментам-переносчикам и ядерным рецепторам. Несмотря на активный обмен веществами между ядром и цитоплазмой, ядерная оболочка отграничивает содержимое от цитоплазмы, обеспечивая тем самым различия в химическом составе ядерного сока — кариоплазмы и цитоплазмы. Это необходимо для нормального функционирования ядерных структур: обеспечения механизмов взаимодействия генов в диплоидном наборе, избирательной экспрессии и репрессии генов.

Содержимое ядра подразделяют на ядерный сок, или кариоплазму, хроматин и ядрышко.

В живой клетке **кариоплазма**, или ядерный сок, выглядит бесструктурной массой, заполняющей промежутки между структурами ядра. В состав ядерного сока входят различные белки, в том числе большинство ферментов ядра, белки хроматина, рибосомальные и другие белки. В ядерном соке находятся также свободные нуклеотиды, необходимые для построения молекул ДНК и РНК, аминокислоты, все виды РНК, а также продукты деятельности ядрышка, транспортируемые затем из ядра в цитоплазму.

Хроматином (от греч. *chroma* — окраска, цвет) называют глыбки, гранулы и фибриллярные структуры ядра, интенсивно окрашивающиеся некоторыми красителями и отличающиеся по форме от ядрышка. Хроматин, из которого состоят хромосомы, является сложным нуклеопротеидным комплек-

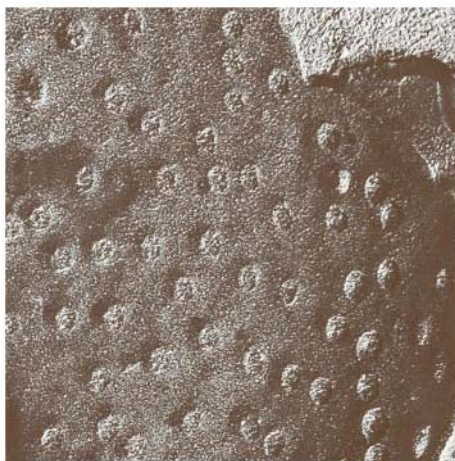


Рис. 5.24. Электронная микрофотография ядра (видны поры ядерной оболочки)

сом, содержащим ДНК и белки. Видимый в световой и электронный микроскоп хроматин представляет собой уплотнённые части хромосом. Спирализованные участки хромосом в генетическом отношении неактивны. Такой хроматин носит название *гетерохроматина*. Учёные различают постоянный гетерохроматин, который никогда не транскрибируется и соответствует, в частности, центромерным и теломерным (концевым) участкам хромосом. Он характеризуется многочисленными повторами неинформативных последовательностей нуклеотидов. Доля постоянного гетерохроматина у представителей различных групп животных неодинакова и может колебаться от 10—15% у млекопитающих до 60% у некоторых видов амфибий. Функциональное значение такого хроматина, по-видимому, заключается в структуризации компонентов ядра неделящейся клетки, а также в регуляции процессов матричного синтеза.

Другая часть гетерохроматина непостоянна и может изменять степень спирализации в зависимости от этапа жизненного цикла клетки и направления её дифференцировки. Такой гетерохроматин принято называть факультативным.

Свою специфическую функцию — передачу генетической информации — могут осуществлять только деспирализованные — раскрученные участки хромосом, которые в силу своей малой толщины не видны в световой микроскоп.

В дифференцированных клетках далеко не все гены находятся в активном состоянии, причём в клетках различных клеточных типов, например в клетках печени, эпителия кожи или нейронах, активированы и экспрессируются различные группы генов. Они составляют генетически активный хроматин — *эухроматин*.

Таким образом, для клеток многоклеточного организма характерна избирательная — дифференциальная активность генов как в пространстве, так и во времени. Во-первых, если условно представить всю наследственную информацию клетки в виде одной, очень большой, молекулы ДНК, то в ней, столь же условно, можно выделить участки, несущие гены, отвечающие за строение и функции клеток отдельных органов и тканей. Рассматривая при этом клетки различных типов, можно заметить, что они отличаются друг от друга по качественным и количественным характеристикам как гетеро-, так и эухроматина.

Во-вторых, избирательную активность генов в разные периоды жизненного цикла клетки или организма в целом (в онтогенезе) можно проиллюстрировать схемой. Например, в момент времени τ_1 в клетке экспрессирована одна группа генов, и, следовательно, она обладает определённым набором признаков, детерминированных этими генами. В следующий период (τ_2) работают другие гены, обуславливая развитие другого комплекса признаков и свойств. В дальнейшем, в момент времени τ_3 , клетка синтезирует иные белки, структура которых определяется следующей группой генетических программ. Таким образом, в каждом типе клеток в данный момент времени задействовано не более 1—3% общего числа генов генома.

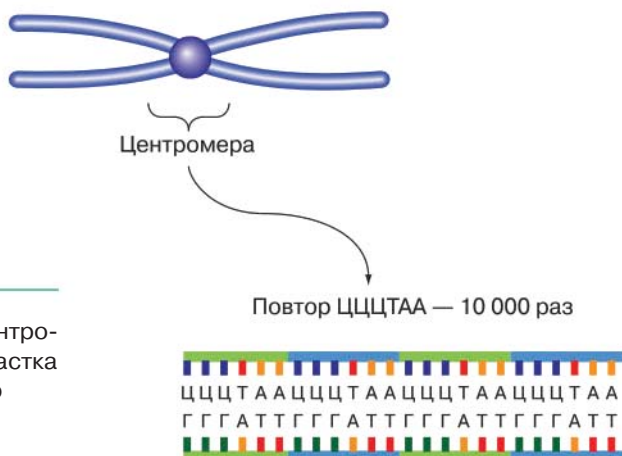


Рис. 5.25. Схема строения центромеры — неинформативного участка хромосомы, обеспечивающего присоединение к ней нитей веретена деления

В делящихся клетках все хромосомы сильно спирализуются, укорачиваются и приобретают компактные размеры и форму (см. рис. 3.26). Форма хромосом зависит от положения центромеры. Как видно из рисунка 5.25, область центромеры включает большое количество тандемных — следующих друг за другом повторов определённых последовательностей нуклеотидов. Этот участок хромосомы не несёт наследственной информации, но обладает свойствами специфического маркера, к которому присоединяются многочисленные белковые молекулы, образующие округлую пластинку — кинетохор. Сюда во время деления клетки (митоза или делений мейоза) прикрепляются микротрубочки веретена деления. Центромера делит хромосому на два плеча. Расположение центромеры определяет три основных типа хромосом: 1) равноплечие, или метацентрические, — с плечами равной или почти равной длины; 2) неравноплечие, или субметацентрические, — с плечами разной длины; 3) палочковидные, или аacroцентрические, — с одним длинным и вторым очень коротким, иногда почти не различимым плечом. Выделяют ещё и точечные хромосомы с очень короткими плечами.

Изучение хромосом позволило установить следующие факты.

1. Во всех соматических клетках любого растительного или животного организма число хромосом одинаково.
2. Половые клетки всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организма.
3. У всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетках одинаково.

Число хромосом не зависит от уровня организации и не всегда указывает на эволюционное родство таксонов. Одно и то же число их может быть у очень далёких друг от друга систематических групп, а может и сильно отличаться у близких по происхождению видов.

Таким образом, само по себе число хромосом не является видоспецифическим признаком. Однако характеристика хромосомного набора в це-

лом видоспецифична, т. е. свойственна только какому-то одному виду растений или животных.

Совокупность количественных (число и размеры) и качественных (форма) признаков хромосомного набора соматической клетки называют *кариотипом* (см. с. 290, рис. 9.17).

Число хромосом в кариотипе большинства видов живых организмов чётное. Это объясняется тем, что в соматических клетках находятся две одинаковые по форме и размеру хромосомы — одна из отцовского организма, вторая — из материнского.

Таким образом, у диплоидных организмов, клетки которых содержат по одному набору хромосом каждого из родителей, одинаковые хромосомы получили название гомологичных. *Гомологичными* называются хромосомы, одинаковые по строению, несущие в одних и тех же местах — локусах — *аллельные гены* (от греч. *allelou* — друг друга, взаимно), отвечающие за развитие одних и тех же признаков. Гомологичными являются и одинаковые хромосомы разных организмов одного биологического вида.

Количество хромосом в гаплоидном наборе принято обозначать латинской буквой «*n*». В соматических клетках каждая хромосома имеет пару, и поэтому диплоидный набор хромосом (от греч. *plous* — кратность) обозначается как $2n$, а соответствующее ему количество ДНК — $2c$.

В кариотипе большинства видов животных различают хромосомы, одинаковые у представителей разных полов, — *аутосомы* и хромосомы, по которым оба пола различаются, — *гетерохромосомы*, или половые хромосомы. Животные многих систематических групп в качестве половых хромосом обладают крупной равноплечей X-хромосомой и маленькой палочковидной Y-хромосомой (рис. 5.26).

Из каждой пары гомологичных хромосом в половые клетки попадает только одна, и поэтому хромосомный набор гамет называют одинарным или гаплоидным. Кариотип таких клеток обозначается как $1n1c$.

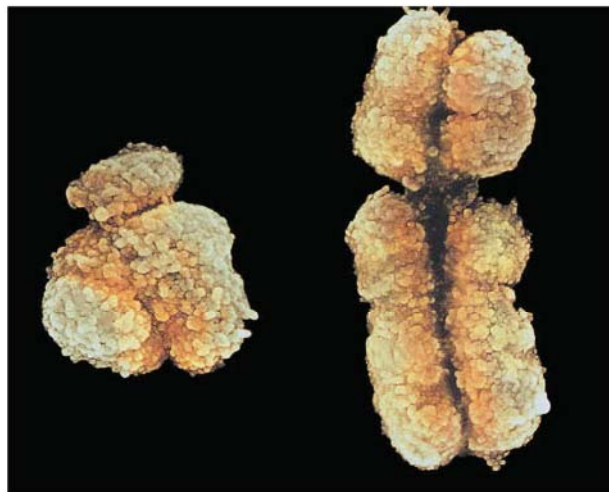


Рис. 5.26. Электронная микрофотография половых хромосом человека (слева — Y-хромосома, справа — X-хромосома)

Поскольку гены, входящие в состав отдельных хромосом, находятся в одной молекуле ДНК, они образуют отдельную *группу сцепления* и в отсутствие рекомбинации, например в результате кроссинговера, вместе передаются дочерним клеткам. Остаются до конца неясными физиологическое значение распределения генов по отдельным хромосомам и природа факторов, определяющих число хромосом в геноме эукариот. Например, невозможно объяснить эволюционные механизмы появления большого числа хромосом у конкретных организмов только ограничениями, накладываемыми на максимальный размер молекул ДНК, входящих в состав этих хромосом. Так, геном американской амфибии *Amphiuma* содержит почти в 30 раз больше ДНК, чем геном человека, и вся она заключена только в 28 хромосомах. Однако даже самая маленькая из них больше самой крупной хромосомы человека.

Неизвестны пока и факторы, ограничивающие верхний предел числа хромосом у эукариот. Например, у бабочки *Lysandra nivescens* диплоидный набор составляет 380—382 хромосомы.

Кроме ядерного наследственного материала, заключённого в хромосомах, в клетке имеются и *внехромосомные генетические элементы*. Так, митохондрии грибов и млекопитающих содержат менее 1% от всей клеточной ДНК, тогда как у почкующихся дрожжей *Sacharomyces cerevisiae* митохондриальная ДНК составляет до 20% ДНК клетки. На долю ДНК пластид растений приходится от 1 до 10% её суммарного количества.

Третья характерная для ядра клетки структура — **ядрышко**. Оно представляет собой плотное округлое тельце, погружённое в ядерный сок (см. рис. 5.8). В ядрах разных клеток, а также в ядре одной и той же клетки в зависимости от её функционального состояния число ядрышек может колебаться от 1 до 7, а иногда и более. Количество ядрышек может превышать число хромосом в наборе. Это происходит за счёт избирательной редупликации генов (амплификации), отвечающих за синтез рРНК, например во время роста будущих яйцеклеток.

Ядрышко не является самостоятельной структурой ядра. Оно образуется вокруг участка хромосомы, где закодирована структура рРНК. Этот участок хромосомы — группа генов — носит название *ядрышкового организатора (ЯО)*, и на нём происходит синтез рРНК (рис. 5.27).

Кроме накопления рРНК, сюда поступают из цитоплазмы рибосомальные белки и формируются субъединицы рибосом, которые потом перемещаются в цитоплазму и, объединяясь при участии катионов Ca^{2+} , метиони-

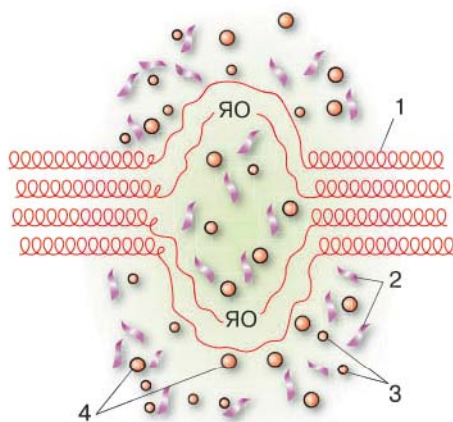


Рис. 5.27. Схема строения ядрышка: ЯО — ядрышковый организатор; 1 — ДНК; 2 — рРНК; 3 — рибосомальные белки; 4 — субъединицы рибосом

новой тРНК на молекуле иРНК, формируют целостные рибосомы, способные принимать участие в биосинтезе белка.

Ядрышки есть только в неделящихся ядрах. Во время митоза они исчезают вследствие спирализации хромосом и выхода всех ранее образованных рибосом в цитоплазму, а после завершения деления возникают вновь. Таким образом, ядрышко — это скопление рРНК, рибосомальных белков и субъединиц рибосом на разных этапах формирования, в основе которого лежит участок хромосомы — ядрышковый организатор.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Ядро клетки является центром управления её жизнедеятельностью.
- Наследственный материал клетки заключён в хромосомах.
- Хромосомами называют самостоятельные ядерные структуры, состоящие из плеч и первичной перетяжки.
- При максимальной спирализации ДНК хромосомы можно наблюдать в световой микроскоп как вытянутые, хорошо окрашиваемые тельца.
- В неделящейся клетке можно видеть ядрышко — скопление рРНК, белков и субъединиц рибосом, в основе которого лежит участок хромосомы, ответственный за структуру рРНК.
- Наследственный материал неделящейся клетки представлен хроматином — в различной степени спирализованным и деспирализованным материалом хромосом.
- Гетерохроматин в генетическом плане не активен.
- Эухроматин — участки хромосом полностью раскрученные и генетически активные.
- Для специализированных клеток любой ткани многоклеточного организма характерна избирательная активность генов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Опишите строение ядра эукариотической клетки.
- 2 Что такое ядрышко?
- 3 Как осуществляется обмен веществ между ядром и цитоплазмой?
- 4 Что такое хроматин?
- 5 Какими примерами можно проиллюстрировать избирательную активность генов в клетках различных тканей?
- 6 Как устроены и из чего состоят хромосомы?
- 7 Как соотносится число хромосом в соматических и половых клетках?

- 8 Какие хромосомы называют гомологичными?
- 9 Что такое кариотип? Дайте определение.
- 10 Какой хромосомный набор называют гаплоидным; диплоидным?
- 11 Вспомните строение хромосомы бактерий и сформулируйте её отличия от хромосомы эукариот.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Каковы пути для воспроизведения различных внутриклеточных структур — митохондрий, пластид, клеточного центра, базальных телец, жгутиков и ресничек?
- 2 Расскажите о значении рибосом в процессе биосинтеза белков в клетке.
- 3 В чём вы видите биологический смысл дифференциальной активности генов в клетках многоклеточного организма?

5.3. Жизненный цикл клетки. Деление клеток

Жизненный цикл клетки представляет собой всю совокупность морфологических и функциональных преобразований, происходящих в ней с момента возникновения клетки в результате деления до её гибели или последующего вступления в митоз.

Так, если у бактериальных клеток время от деления до деления или гибели составляет не более 20—40 минут, то у одноклеточных эукариот, таких как знакомая вам из курса зоологии инфузория туфелька, клеточный цикл занимает уже 10—20 часов, а время жизненного цикла у амёбы составляет около 1,5—2 суток.

В многоклеточном организме клетки специализированы, т. е. имеют строго определённое строение и функции. В различных тканях и органах высших позвоночных, в том числе и человека, клетки имеют неодинаковую способность к делению, и ткани животного организма характеризуются различной судьбой составляющих их клеток.

В обновляющихся тканях (костном мозге, эпителии кишечного тракта, кожи) большинство клеток (до 80%) постоянно находятся в митотическом цикле (рис. 5.28), их жизненный цикл фактически совпадает с митотическим. Такие клетки учёные называют *клетками пролиферативного пула* (от англ. *proliferation* — клеточное деление) и обозначают латинскими буквами Рс (пул цикла). Существует и ещё одно название непрерывно делящихся клеток — фракция роста. Часть из них являются так называемыми *стволовыми клетками*, обладающими способностью дифференцироваться в различных направлениях. Остальные клетки выходят из цикла, дифференцируются и приступают к выполнению специфических функций. Вскоре они необратимо дифференцируются и погибают.

кие физиологические границы. В период подготовки к синтезу ДНК, обозначаемый символом G_1 (от англ. *gap* — интервал), в клетке усиленно образуются все виды РНК и белки, накапливаются ферменты, участвующие в биосинтезе ДНК. Хромосомный набор клетки в течение всего периода — $2n2c$, продолжительность этапа — 4—6 часов. После завершения фазы G_1 клетка приступает к синтезу ДНК, или её редупликации — удвоению (S-фаза). Редупликация начинается сразу во многих местах — точках инициации каждой из хромосом. Этим достигается высокая скорость удвоения длинных (по несколько сантиметров) молекул ДНК, образующих линейные

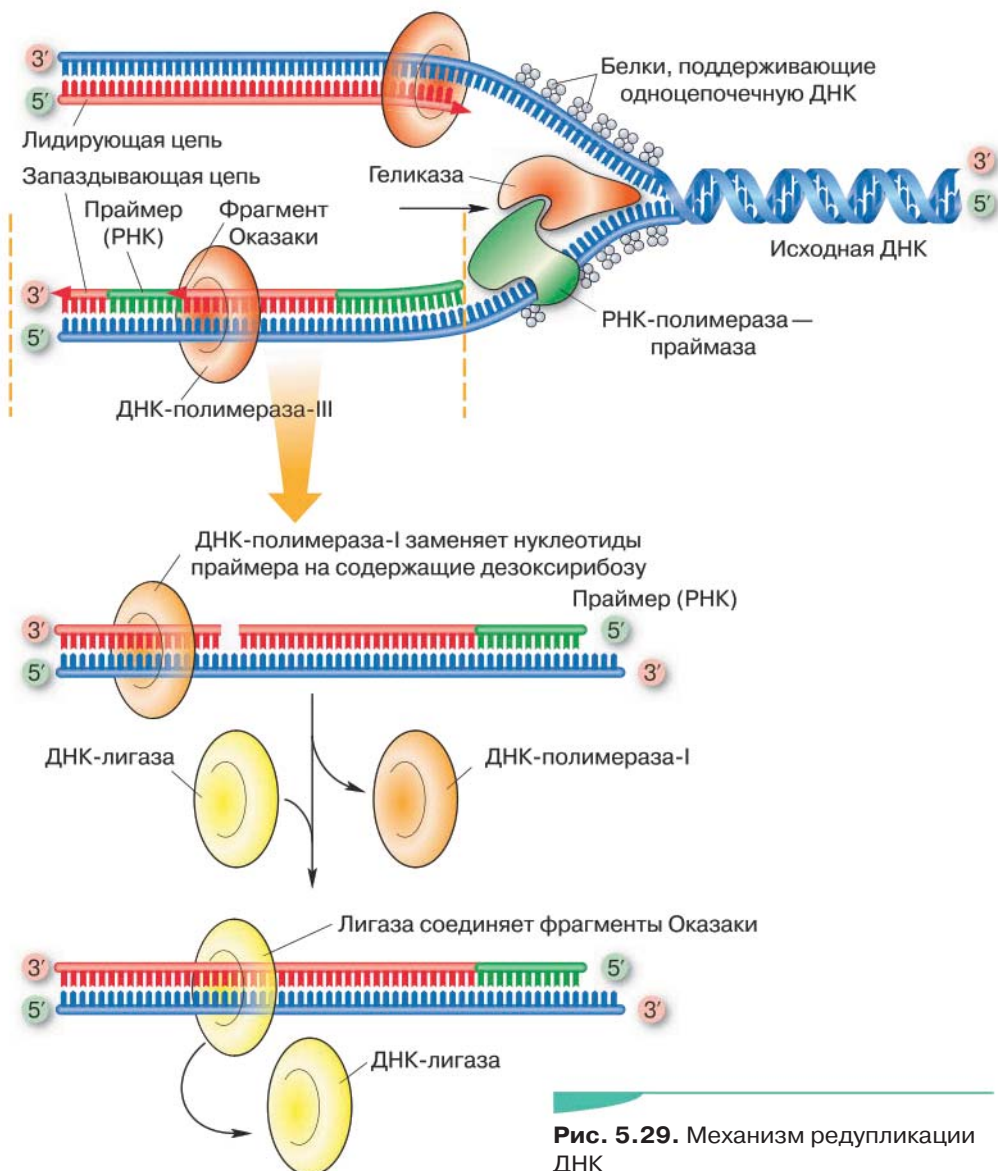


Рис. 5.29. Механизм редупликации ДНК

хромосомы эукариот. При этом две полинуклеотидные спирали старой молекулы ДНК расходятся, и каждая из них становится матрицей для воспроизводства новых цепей ДНК (рис. 5.29). Обе дочерние молекулы обязательно включают старую полинуклеотидную цепь и новую, вновь синтезированную.

В процессе синтеза ДНК принимает участие целая группа ферментов, важнейший из которых — ДНК-полимераза. Удвоение молекул ДНК происходит с удивительной точностью, чему способствует двухцепочечное строение молекулы: новые молекулы абсолютно идентичны старой. В этом заключается глубокий биологический смысл, потому что нарушение структуры ДНК, приводящее к искажению генетической информации, сделало бы невозможным сохранение и передачу по наследству генетической информации, обеспечивающей развитие присущих организму признаков. И всё же под воздействием химических и физических факторов (ультрафиолетовое и ионизирующее излучения, повышенная температура и др.) правильность структуры вновь синтезированной молекулы ДНК может нарушаться. Эти нарушения ликвидирует специальный фермент, который «узнаёт» участок молекулы ДНК, несходный с матрицей, и выплывает его, после чего недостающий участок достраивается.

Таким образом, постоянство наследственной информации обеспечивается матричным синтезом ДНК и системой восстановления повреждённых участков молекулы. Продолжительность синтеза ДНК — S-фазы митотического цикла — в разных клетках неодинакова: от нескольких минут у бактерий до 6—12 часов в клетках млекопитающих.

В результате удвоения ДНК в каждой из хромосом оказывается вдвое больше ДНК, чем было до начала S-фазы, а число хромосом не изменяется. Хромосомы из однохроматидных становятся двуххроматидными. Следовательно, после завершения редупликации ДНК хромосомный набор клетки становится $2n4c$ (рис. 5.30).

После завершения S-фазы митотического цикла клетка, как правило, не сразу начинает делиться. Время от окончания синтеза ДНК и до начала митоза называется фазой G_2 . В этот период завершается подготовка клетки

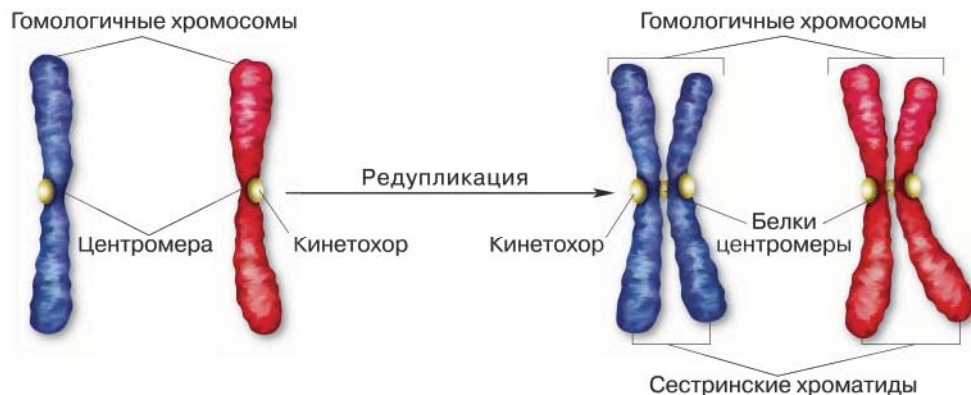


Рис. 5.30. Схема строения одно- и двуххроматидных хромосом

к митозу. Для осуществления митоза, кроме удвоения ДНК, необходимы и другие процессы, в том числе удвоение центриолей, синтез РНК и белков, из которых строится ахроматиновое веретено белков хроматина, а также завершение роста клетки, накопление необходимого количества энергии в виде АТФ. Во многих случаях перед началом деления клетки клеточный центр удваивается, в нём оказывается две пары центриолей. Хромосомный набор клетки составляет $2n4c$ и не изменяется в течение всего периода длительностью 6—8 часов.

Собственно деление клетки — митоз — состоит из четырёх фаз — профазы, метафазы, анафазы и телофазы (рис. 5.31).

В **профазе** увеличивается объём ядра, вязкость ядерного сока понижается, хромосомы становятся видимыми вследствие спирализации, по две центриоли расходятся к полюсам клетки и между ними выстраиваются микротрубочки веретена деления — формируется аппарат, обеспечивающий расхождение хромосом к полюсам клетки. Ядрышко бледнеет и вскоре перестаёт быть различимым. В результате спирализации хромосом становится невозможным считывание генетической информации с ДНК и прекращается синтез РНК. На протяжении профазы продолжается спирализация хромосом, которые утолщаются и укорачиваются. В конце профазы ядерная оболочка распадается на отдельные фрагменты, края которых смыкаются. Образуются мелкие пузырьки — вакуоли, сливающиеся с мембранами ЭПС. После исчезновения ядерной оболочки хромосомы свободно и беспорядочно лежат в цитоплазме. Хромосомный набор клетки — $2n4c$.

В **метафазе** спирализация хромосом достигает максимума, и укороченные хромосомы устремляются к экватору клетки, располагаясь на равном расстоянии от полюсов (рис. 5.32, А). Центромерные участки хромосом при этом лежат строго в одной плоскости — плоскости экватора, а плечи сестринских хроматид свободно расположены в цитоплазме. Митотическое веретено уже полностью сформировано и состоит из нитей, часть которых соединяет полюса с центромерами хромосом. Это хромосомные нити. Другая группа микротрубочек — нехромосомные нити — не связана с хромосомами. В метафазе отчётливо видно, что хромосомы состоят из двух хроматид, соединённых только в области центромеры. Набор хромосом в клетке — $2n4c$.

В **анафазе** центромера каждой из хромосом разделяется, и с этого момента сестринские хроматиды становятся самостоятельными дочерними хромосомами (рис. 5.32, Б) — $4n4c$. Нити веретена, прикреплённые к центромерам, тянут хромосомы к полюсам клетки, а плечи хромосом при этом пассивно следуют за центромерой. Движение дочерних хромосом к разным полюсам клетки обусловлено, по крайней мере, двумя механизмами. Во-первых, фиксированные у полюсов и в области центромеры хромосомные микротрубочки разбираются на отдельные фрагменты (как со стороны центриолей, так и в области кинетохора) и укорачиваются, тем самым приближая хромосомы к полюсам. Во-вторых, нельзя исключить активное скольжение хромосомных нитей веретена деления по нехромосомным микротрубочкам митотического аппарата.

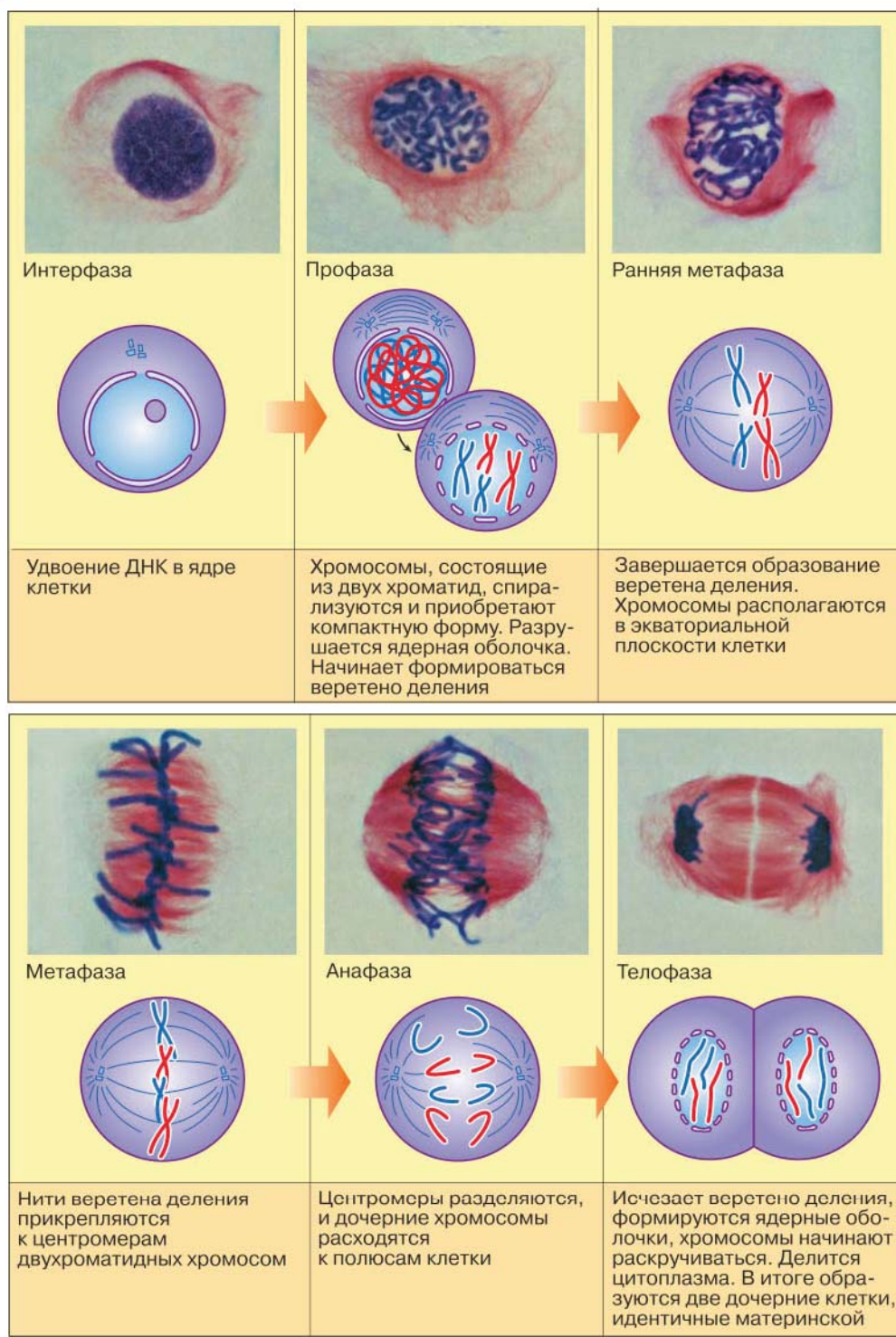


Рис. 5.31. Фазы митоза

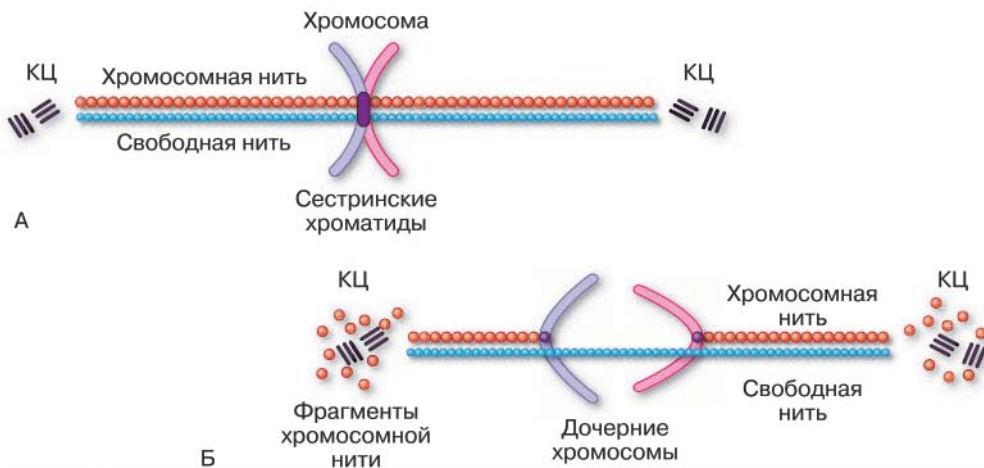


Рис. 5.32. Схема движения хромосом в митозе:
 КЦ — клеточный центр; А — метафаза; Б — анафаза

Таким образом, в анафазе хроматиды удвоенных ещё в интерфазе хромосом становятся самостоятельными дочерними хромосомами и точно расходятся к разным полюсам клетки. В этот момент в клетке находятся два диплоидных набора хромосом: $2n2c + 2n2c = 4n4c$.

Митоз завершается **телофазой**. Хромосомы, собравшиеся у полюсов, деспирализуются и становятся видимыми как длинные тонкие нити. Из мембранных структур ЭПС образуется ядерная оболочка. Хромосомный набор клетки $2n2c$.

На фоне завершения деления ядра происходит разделение цитоплазмы (цитотомия), в результате чего органоиды, как правило, примерно поровну распределяются между дочерними клетками. В клетках животных цитоплазма делится путём перетяжки тела клетки на две меньших размеров и содержащих ядро с диплоидным набором хромосом ($2n2c$). В клетках растений цитоплазматическая мембрана возникает в середине клетки и распространяется к периферии, разделяя клетку пополам. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растительных клеток появляется целлюлозная стенка.

В митотическом цикле клетки митоз — относительно короткая стадия, продолжающаяся обычно от 0,5 до 3 часов.

Начиная с первого митотического деления оплодотворённой яйцеклетки — зиготы, все дочерние клетки, образовавшиеся в результате митоза, содержат одинаковый набор хромосом и одни и те же гены. Следовательно, митоз — это способ деления клеток, заключающийся в точном и равномерном распределении хромосом между дочерними клетками, в результате чего каждая из них получает абсолютно одинаковый наследственный материал (рис. 5.33).

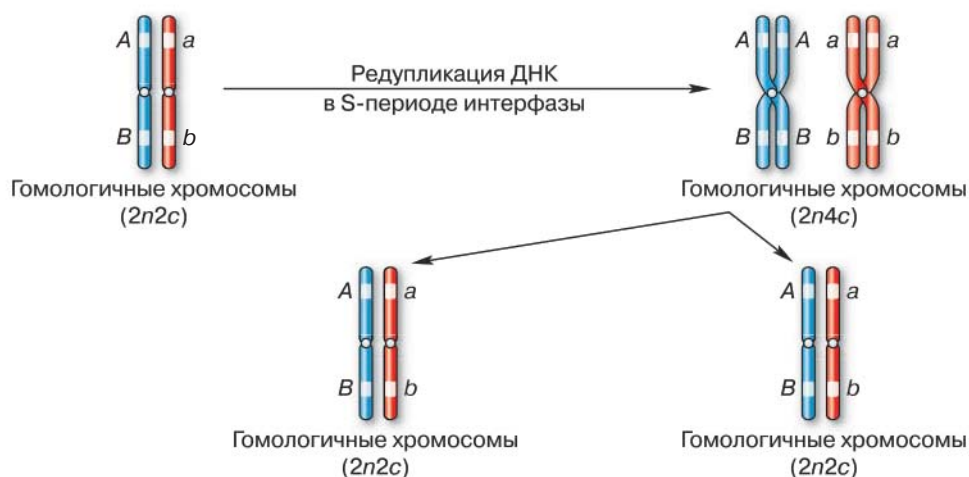


Рис. 5.33. Генетическая схема митоза.

Дочерние клетки абсолютно идентичны материнской

Биологическое значение митоза огромно. Постоянство строения и правильность функционирования органов и тканей многоклеточного организма были бы невозможны без сохранения одинакового набора генетического материала в бесчисленных клеточных поколениях. Митоз обеспечивает такие важные процессы жизнедеятельности, как эмбриональное развитие, рост, восстановление органов и тканей после повреждения, поддержание структурной целостности тканей при постоянной утрате клеток в процессе их функционирования (см. также физиологическую регенерацию, с. 254).

5.3.2. Регуляция жизненного цикла клеток многоклеточного организма

В разные периоды индивидуального развития организма действуют различные и разнообразные механизмы, обеспечивающие рост и поддержание клеточного состава тканей. Обеспечение гомеостаза достигается балансом между репродукцией клеток каждой ткани и генетически запрограммированной гибелью клеточных элементов — *апоптозом* (от греч. *apoptosis* — опадание листьев).

С одной стороны, количество клеток и скорость прохождения ими периодов митотического цикла определяются значительным числом генов. К настоящему времени учёные выделяют до 100 генов, участвующих в определении пролиферативного статуса организма. Часть из них, помимо регуляции прохождения клеток по митотическому циклу, участвует и в обеспечении апоптоза. С другой стороны, существует и не менее двух десятков генов, обуславливающих различные этапы апоптоза. Детали их деятельности и тем более взаимодействия до настоящего времени полностью не раскрыты.

5.3.2.1. Регуляция митотического цикла

В 2001 г. Д. Хартвелл, Т. Тимоти и П. Нерс были удостоены Нобелевской премии за открытие механизмов перехода клеток по фазам митотического цикла. Суть этого выдающегося открытия заключается в том, что вступление и прохождение отдельной клеткой каждого периода митотического цикла контролируются комплексом из двух видов белковых молекул (рис. 5.34). Первый компонент — так называемый циклин. Учёные различают несколько видов белков в этой группе, обозначаемых латинскими буквами А, В, D, Е и т. д. Название этих белков связано с их закономерным появлением в определённые периоды митотического цикла. Например, циклин-Д появляется в начале G_1 -периода, а циклин-Е присутствует в клетке в конце G_1 - и начале S-периода интерфазы. Максимальные концентрации циклина-А и циклина-В наблюдаются соответственно в G_2 -фазе и митозе.

Вторым участником комплекса является фермент — киназа, переносящая остаток фосфорной кислоты с молекулы АТФ на другие молекулы (аминокислоты, белки и т. д.) и активирующая их к дальнейшим взаимодействиям. Биологам известно семь разных киназ, активность которых проявляется только при взаимодействии с тем или иным циклином (они обозначаются арабскими цифрами). Поэтому эту группу ферментов называют циклин-зависимыми киназами.

По отдельности ни циклины, ни ферменты киназы не активны. И только образуя разнообразные комплексы, где киназа выполняет каталитическую роль, а циклин — регуляторную, они контролируют вступление и переход клетки из одного периода митотического цикла в другой. Например, цик-

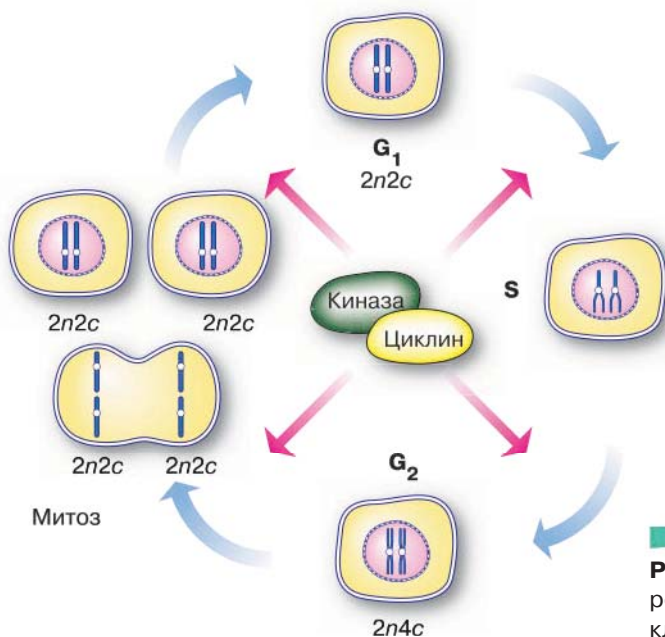


Рис. 5.34. Схема регуляции прохождения клеткой митотического цикла

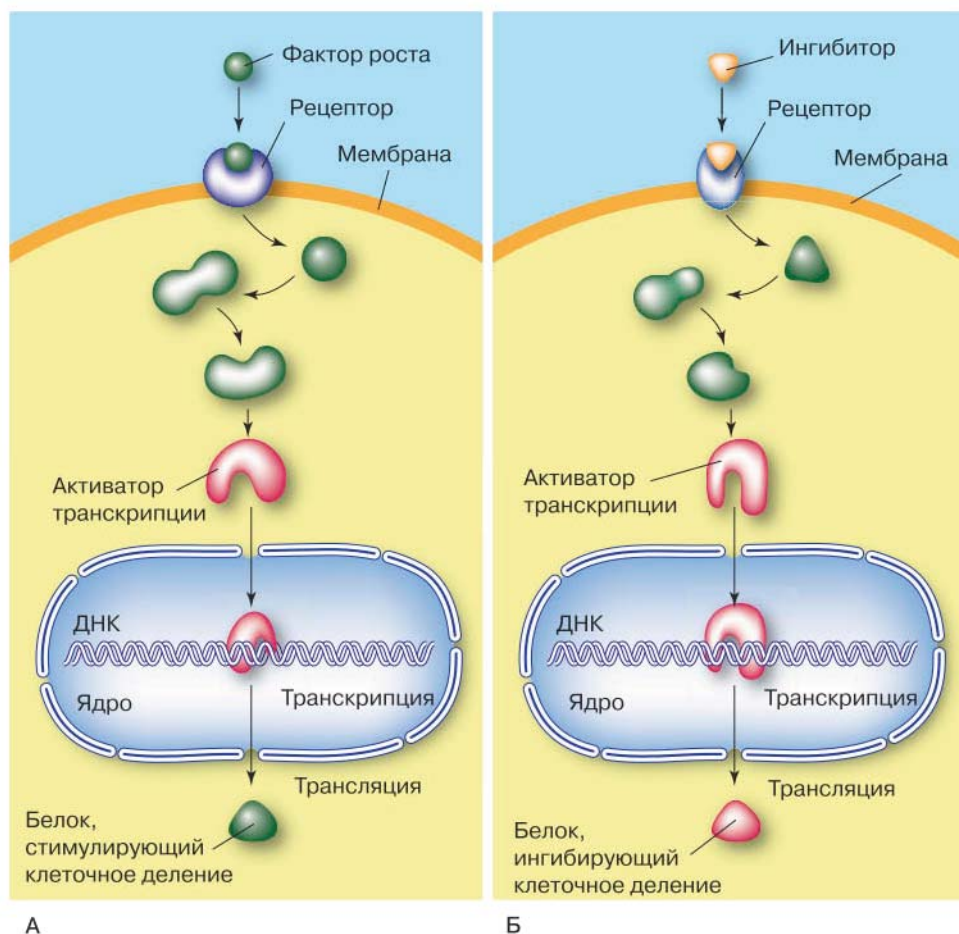


Рис. 5.35. Принцип действия стимуляторов (А) и ингибиторов (Б) клеточного деления

лин-D в комплексе с киназой-4 обуславливает вступление и прохождение клетками G_1 -периода, а циклин-Е совместно с киназой-2 определяет переход клеток в S-период и инициирует синтез ДНК. Другие комплексы, такие как циклин-А — киназа-2 и циклин-В — киназа-1, сопровождают клетки в G_2 -периоде и митозе соответственно.

Однако для экспрессии генов, отвечающих за синтез циклинов и киназ, необходим внешний стимул в виде тканевого фактора роста или гормона. Так, например, фактор роста из тромбоцитов стимулирует размножение клеток соединительной ткани, а ингибитор оказывает противоположное действие (рис. 5.35). Эпидермальный фактор роста активирует пролиферативные процессы во многих типах клеток и, кроме того, функционирует как сигнальный белок в эмбриональный период развития и т. д.

Разнообразные факторы роста и гормоны желёз внутренней секреции связываются на поверхности клеток со своими специфическими рецепторами и передают сигнал на каскад ферментов, связанных с экспрессией генов. Сначала активируются гены раннего ответа, продукты которых — белки — являются факторами транскрипции других групп генов или активаторами синтеза циклинов и киназ. Регулирующие комплексы одного периода митотического цикла являются ещё и регуляторами активности генов, определяющих образование факторов, контролирующих прохождение клетками последующих фаз цикла.

Иными словами, циклин-киназные комплексы не только определяют вступление клетки в определённый период митотического цикла, но и контролируют прохождение клеткой этого периода, качество процессов, в нём осуществляемых, и в случае успеха обуславливают инициацию образования регуляторов последующего этапа.

Таким образом, в процессе прохождения клеток по митотическому циклу вначале синтезируются киназы и циклины, характерные для G_1 -периода, затем для S-фазы, G_2 -периода и, наконец, для митоза.

5.3.2.2. Регуляция клеточной гибели

Программируемая клеточная гибель способствует сохранению структурной упорядоченности и нормального функционирования организма как целостной биологической системы, очищая его от не востребуемых, больных, закончивших свой жизненный цикл или появившихся в результате мутаций потенциально опасных клеток.

О гибели клеток в процессе выполнения специфических функций известно достаточно давно. Примером этого могут служить клетки терминально дифференцированные, такие как эритроциты или клетки эпителия кожи, отслужившие свой срок. Кроме этого, гибель клеток, казалось бы, вполне жизнеспособных, но утративших своё значение для организма, сопровождает процесс эмбрионального развития. Например, погибают клетки межпальцевых перегородок у млекопитающих, в том числе и у человека. При метаморфозе апоптоз определяет исчезновение хвоста у личиночной формы бесхвостых земноводных — головастика и т. д. Наконец, третьей важной причиной апоптоза являются крупные невосстанавливаемые повреждения клеточных структур, например двунитевые разрывы молекул ДНК.

Большинство клеток многоклеточного организма нуждаются во внешних организменных стимулах для поддержания своей жизнедеятельности. В отсутствие таких сигналов или невозможности их воспринимать в клетке реализуется программа клеточной гибели. Помимо этого, клетки могут получать непосредственные инструкции, включающие механизмы апоптоза. Например, глюкокортикоидные гормоны вызывают гибель лейкоцитов, а гормон щитовидной железы — тироксин приводит к гибели клеток личиночных органов головастика.

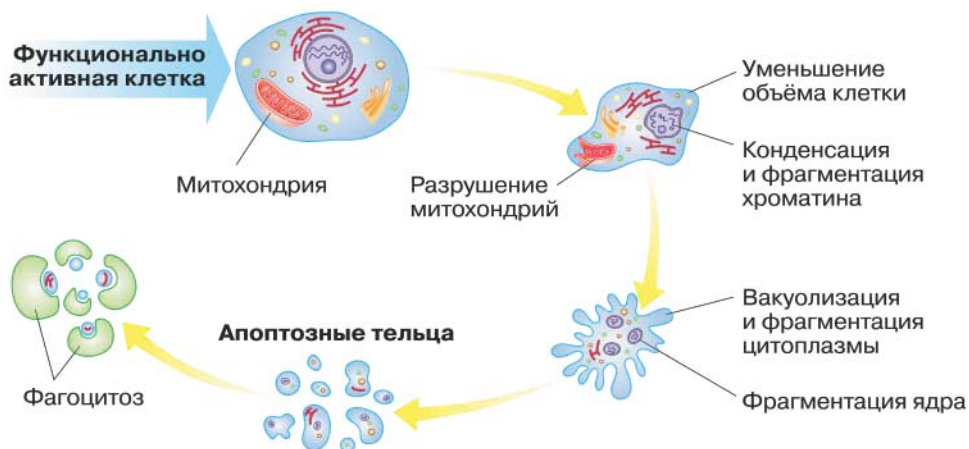


Рис. 5.36. Схема апоптоза

В обоих случаях в клетках экспрессируются гены, отвечающие за синтез специфических ферментов — каспаз, разрушающих белки цитоплазмы, мембранные белки и полипептиды ядра (рис. 5.36). Большинство учёных полагают, что апоптоз сопровождается каталитическим разрушением хроматина. В результате серии подобных разрушений ядро и сама клетка сморщиваются и фрагментируются. Из неё образуются так называемые апоптотные тельца, фагоцитируемые впоследствии лейкоцитами или соседними клетками.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Клетки многоклеточного организма отличаются по особенностям и продолжительности жизненного цикла.
- Часть клеток фракции роста ткани являются стволовыми и сохраняют потенции к специализации в различных направлениях.
- Главным событием интерфазы является редупликация ДНК.
- В процессе митоза происходит точное и равномерное распределение хромосомного материала между дочерними клетками.
- В результате митотического деления образуются генетически идентичные дочерние клетки.
- Поддержание структурного гомеостаза обеспечивается балансом между репродукцией клеток и их гибелью.
- Регуляция интенсивности размножения клеток и запрограммированной клеточной гибели осуществляется нервной, эндокринной, тканевыми и внутриклеточными регуляторными системами.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое жизненный цикл клетки?
- 2 Дайте определение митотического цикла клетки.
- 3 Расскажите, как осуществляется синтез ДНК.
- 4 Опишите процесс митоза.
- 5 Дайте определение митоза и сформулируйте его биологическое значение.
- 6 В чём заключается биологический смысл митоза?
- 7 Охарактеризуйте биологический смысл запрограммированной клеточной гибели — апоптоза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Как осуществляется движение хромосом в анафазе и что общего во всех двигательных реакциях живого организма?
- 2 В чём заключается биологический смысл различий в течении митотического цикла клеток разных тканей многоклеточного организма?
- 3 Раскройте сущность и биологическое значение размножения клеток путём митоза.
- 4 Каков биологический смысл генетической однородности клеток многоклеточного организма?
- 5 Как соотносятся образование новых клеток в результате митоза и запрограммированная гибель клеток в разные периоды индивидуального развития?



5.4. Особенности строения растительной клетки

В растительной клетке есть ядро и все органоиды, свойственные и животной клетке, — эндоплазматическая сеть, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи. Вместе с тем для неё характерны определённые особенности строения, отличающие её от животной клетки: 1) прочная клеточная стенка значительной толщины; 2) особые органоиды — пластиды, в которых происходит первичный синтез органических веществ из минеральных за счёт энергии света; 3) развитая система вакуолей, в значительной мере обуславливающих осмотические свойства клеток (рис. 5.37).

Растительная клетка, как и животная, окружена цитоплазматической мембраной. Кроме этого, она ограничена толстой, состоящей из целлюлозы *клеточной стенкой*, которой нет у животных. Клеточная стенка имеет



Рис. 5.37. Модель растительной клетки

поры, через которые каналы ЭПС соседних клеток могут сообщаться друг с другом.

Преобладание синтетических процессов над процессами освобождения энергии — одна из наиболее характерных особенностей обмена веществ растительных организмов. Первичный синтез углеводов из неорганических веществ осуществляется в *пластидах*.

Различают три вида пластид: 1) лейкопласты — бесцветные пластиды, в которых из моносахаридов и дисахаридов синтезируется крахмал (есть лейкопласты, запасрующие белки или жиры); 2) хлоропласты — зелёные пластиды, содержащие пигмент хлорофилл, где осуществляется фотосинтез (рис. 5.38); 3) хромопласты, включающие различные пигменты из группы каротиноидов, обуславливающих яркую окраску цветков и плодов. Пластиды могут превращаться друг в друга. Они содержат кольцевую молекулу ДНК и РНК, а увеличение их количества осуществляется делением надвое. Удвоение пластид происходит и путём почкования. При этом образуется маленькая структура — пропластида, преобразующаяся в дальнейшем в пластиду. Кроме этого, пропластиды передаются последующим поколениям в составе цитоплазмы яйцеклетки, принося таким образом потомкам наследственный материал, заключённый в её кольцевой молекуле ДНК.

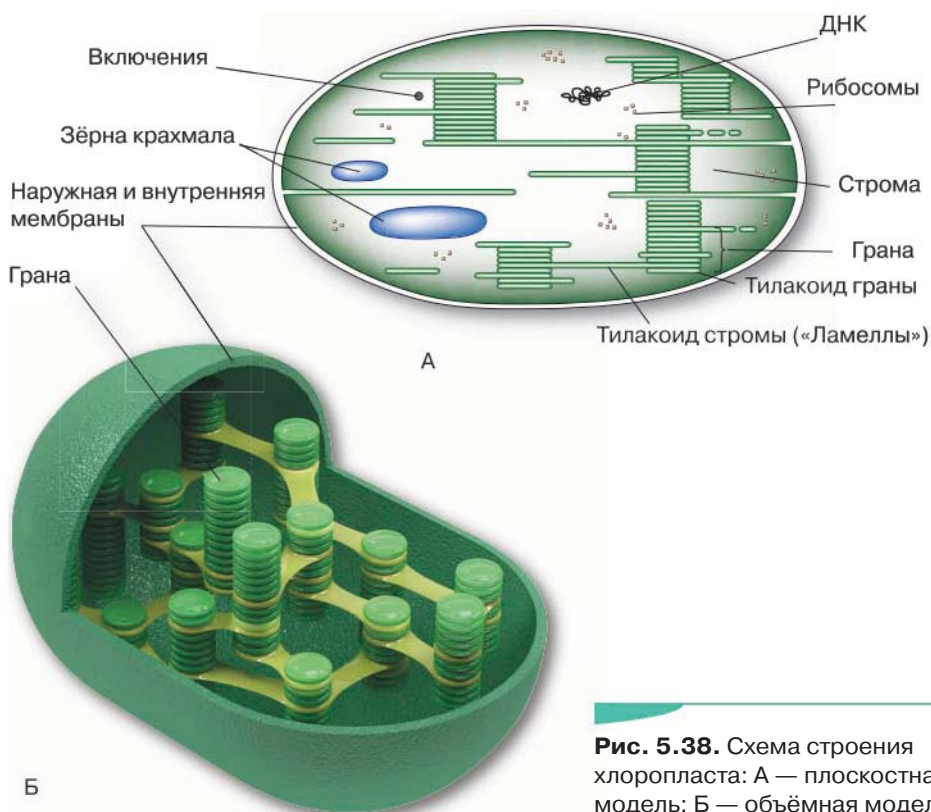


Рис. 5.38. Схема строения хлоропласта: А — плоскостная модель; Б — объёмная модель

Вакуоли окружены мембраной и развиваются из цистерн ЭПС. Вакуоли содержат в растворённом виде белки, углеводы, низкомолекулярные продукты синтеза, витамины, различные соли. Осмотическое давление, создаваемое растворёнными в вакуолярном соке веществами, приводит к тому, что в клетку поступает вода, которая обуславливает *тургор* — напряжение клеточной стенки. Тургор и толстые упругие стенки обеспечивают прочность растений к статическим и динамическим нагрузкам.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- В клетках растительного организма преобладают синтетические процессы над реакциями высвобождения энергии.
- Хорошо развитая вакуолярная сеть обеспечивает явление тургора, в основе которого лежат процессы осмотического поступления воды в клетку.
- Митотическое деление растительных клеток протекает без участия клеточного центра.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Каково строение различных видов пластид? Приведите примеры взаимного превращения пластид.
- 2 В каких отделах хлоропласта осуществляется световая фаза фотосинтеза; темновая фаза фотосинтеза?
- 3 Опишите реакции фотосинтеза и процесс аккумуляции энергии в виде АТФ в световой фазе.

**5.5. Клеточная теория строения организмов**

Клетка служит основой строения растений и животных. Для прокариот и простейших, низших грибов и некоторых водорослей понятия «клетка» и «организм» совпадают. Можно сказать, что клетка — это элементарная биологическая система, способная к самообновлению, самовоспроизведению и развитию.

Такое представление о клетке установилось в науке не сразу. Сама клетка, точнее клеточная оболочка, была открыта в XVII в. английским физиком Р. Гуком. Рассматривая под микроскопом срез пробки, Гук обнаружил, что она состоит из ячеек, разделённых перегородками. Эти ячейки он называл клетками. Долгое время главной частью клетки считали её оболочку. Лишь в XIX в. учёные обратили внимание на полужидкое студенистое содержимое, заполняющее клетку. В 1831 г. английский ботаник Б. Броун обнаружил в клетках ядро. Это открытие послужило важной предпосылкой для установления сходства между клетками растений и животных. Немецкий ботаник М. Шлейден доказал, что в любой растительной клетке есть ядро.

В конце 30-х гг. XIX в. немецкий физиолог Т. Шванн, тщательно исследовав строение живых организмов, обнаружил, что, хотя клетки животных очень разнообразны и отличаются от растительных, ядра всех клеток очень сходны. Обобщив имевшиеся в то время данные о строении животных и растений, Шванн пришёл к заключению, что клетка — главная структурная единица всех живых организмов и что образование клеток обуславливает рост и развитие тканей. Клеточная теория строения была сформулирована и опубликована Т. Шванном в 1839 г. Она сыграла огромную роль в развитии биологии. Исчезла казавшаяся непроходимой пропасть между царством растений и царством животных. Провозглашая единство живого мира, клеточная теория послужила одной из предпосылок возникновения теории эволюции Ч. Дарвина.

В дальнейшем клеточная теория была развита многими учёными. Немецкий врач Р. Вирхов (1858) доказал, что вне клеток нет жизни, что главная составная часть клетки — ядро и что клетки образуются только от клеток путём их деления. Дальнейшее совершенствование микроскопической техники, созда-

ние электронного микроскопа и методы молекулярной биологии позволили глубже проникнуть в изучение клетки, познать её сложную структуру и многообразие протекающих в ней биохимических процессов.

В настоящее время основные положения клеточной теории формулируются следующим образом: 1) клетка является структурно-функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов; 2) клеткам присуще мембранное строение; 3) ядро — главная составная часть клетки; 4) клетки размножаются только делением; 5) клеточное строение организма — свидетельство того, что растения и животные имеют единое происхождение.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Все живые организмы, существующие на Земле, имеют клеточное строение, за исключением вирусов, являющихся паразитами на генетическом уровне.
- Все клетки эукариотических организмов гомологичны, т. е. обладают единым принципом организации.
- Новые клетки возникают только в результате митотического деления.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Расскажите историю открытия клетки.
- 2 Кем и когда впервые была сформулирована клеточная теория?
- 3 Изложите основные положения клеточной теории.
- 4 В чём заключается значение клеточной теории для биологии?

5.6. Неклеточные формы жизни. Вирусы

В 1892 г. русский учёный Д. И. Ивановский описал необычные свойства возбудителя болезни табака — так называемой табачной мозаики. Этот возбудитель проходил через бактериальные фильтры, поэтому здоровые растения табака можно было заразить бесклеточным фильтратом сока больного растения. Через несколько лет Ф. Леффлер и П. Фрош обнаружили, что возбудитель ящура — болезни, нередко встречающейся у домашнего скота, — также проходит через бактериальные фильтры. В 1897 г. великий российский микробиолог Н. Ф. Гамалея впервые наблюдал лизис бактерий, вызывающих сибирскую язву. Затем в 1915 г. английский бактериолог Ф. Туорт, а в 1917 г. Ф. Д'Эрелль сообщили об открытии бактериофага. Д'Эрелль предложил название «бактериофаг».

Так были открыты вирусы растений, животных и микроорганизмов. Эти три события положили начало новой науке — *вирусологии*, изучающей неклеточные формы жизни. Вирусы играют большую роль в жизни человека.

Они являются возбудителями ряда опасных заболеваний — оспы, гепатита, энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др. Вирусы обитают только в клетках, это внутриклеточные паразиты. В свободноживущем, активном состоянии они не встречаются и не способны размножаться вне клетки. Если у всех клеточных организмов обязательно имеются две нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК, то вирусы содержат только одну из них. На этом основании все вирусы делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие.

В отличие от клеточных организмов, у вирусов отсутствует собственная система, синтезирующая белки. Вирусы вносят в клетку только свою генетическую информацию. С матрицы — вирусной ДНК или РНК — синтезируется информационная РНК, которая и служит основой для синтеза вирусных белков рибосомами инфицированной клетки.

Молекула ДНК вирусов, или их геном, может встраиваться в геном клетки-хозяина и существовать в таком виде неопределённо долгое время. Таким образом, паразитизм вирусов носит особый характер — это паразитизм на генетическом уровне.

Морфологию вирусов изучают с помощью электронной микроскопии, так как их размеры малы (18—400 нм) и сравнимы с толщиной оболочки бактерий. Форма вируса может быть различной: палочковидной (вирус табачной мозаики), пулевидной (вирус бешенства), сферической (вирус ВИЧ), нитевидной (филовирусы), напоминающий сперматозоид (многие бактериофаги).

Химический состав вирусов. Различают простые и сложные вирусы. Простые вирусы являются нуклеопротеидами, т. е. состоят из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и нескольких белков, образующих оболочку вокруг неё (рис. 5.39). Эту оболочку называют *капсидом* (от лат. *capsa* —местилище). Примером просто организованного вируса является вирус табачной мозаики. Его капсид содержит всего один белок с небольшой молекулярной массой.

Сложные вирусы имеют дополнительную оболочку, белковую либо липопротеиновую. Иногда в наружных оболочках сложных вирусов помимо белков содержатся углеводы, например у возбудителей гриппа и герпеса. Их наружная оболочка является фрагментом ядерной или цитоплазматической мембраны клетки-хозяина, из которой вирус выходит во внеклеточную среду.

Геном вирусов может быть представлен как одонитевыми, так и двунитевыми молекулами ДНК или РНК. Так, двунитевая ДНК встречается у вирусов оспы человека, овец, свиней, аденовирусов человека, а двунитевая РНК служит генетической матрицей у некоторых вирусов насекомых и других животных. Широко распространены вирусы, содержащие одонитевую РНК (вирусы энцефалита, краснухи, кори, бешенства, гриппа и др.).

Полностью сформированную вирусную частицу, состоящую из нуклеиновой кислоты и капсида, называют *вирионом*. Это покоящийся вирус, находящийся вне клетки-хозяина.

Взаимодействие вируса с клеткой. При образовании пиноцитозных вакуолей вместе с капельками жидкости межклеточной среды случайно внутрь клетки могут попадать вирусы, циркулирующие в жидкостях организма. Однако, как правило, проникновению вируса в цитоплазму клетки

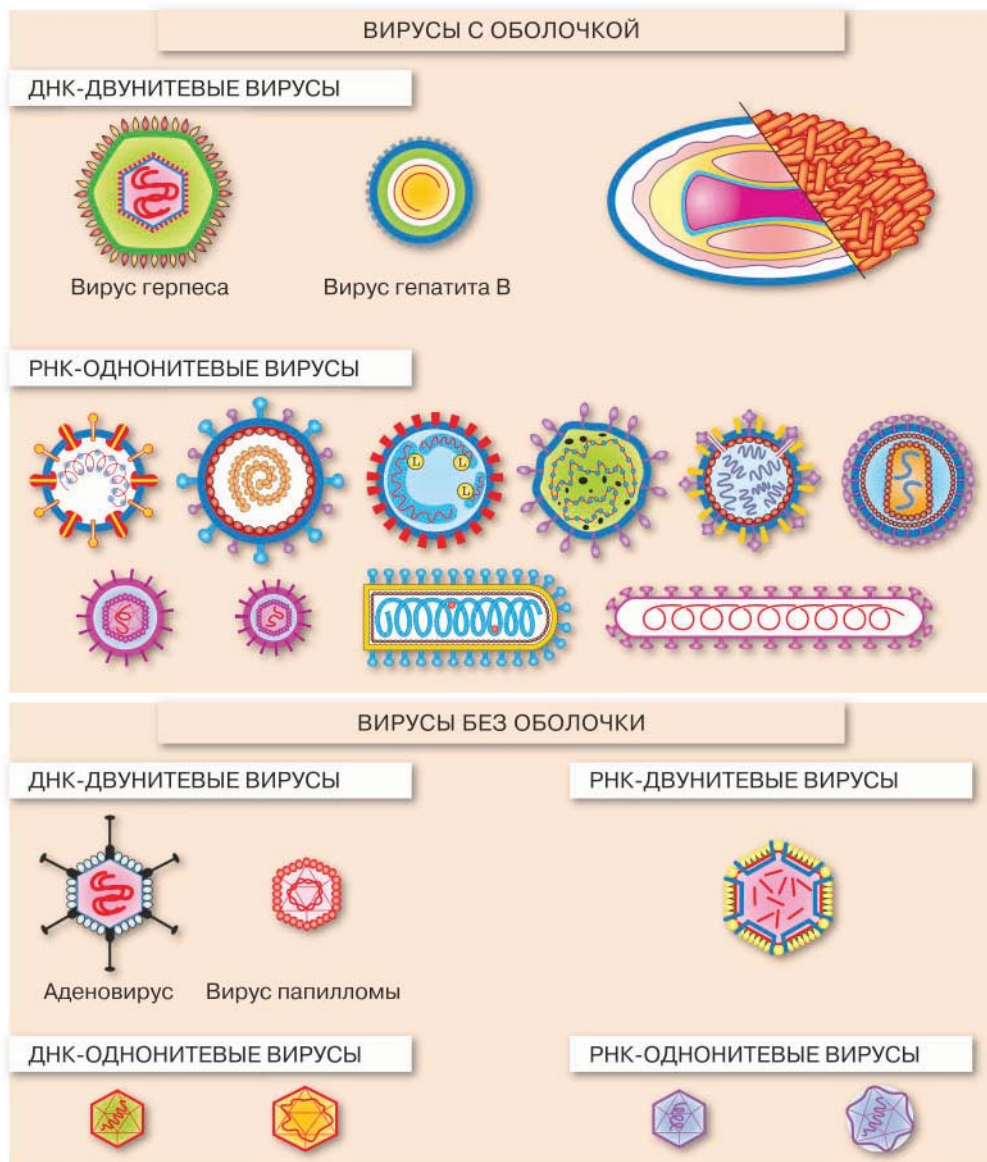


Рис. 5.39. Организация вирусов

предшествует связывание его с особым белком-рецептором, находящимся на клеточной поверхности. Связывание с рецептором осуществляется благодаря наличию специальных белков на поверхности вирусной частицы, которые «узнают» соответствующий рецептор чувствительной клетки. Участок поверхности клетки, к которому присоединился вирус, погружается в цитоплазму и превращается в вакуоль. Вакуоль, стенка которой состоит из цито-

плазматической мембраны, может сливаться с другими вакуолями или с ядром. Так вирус доставляется в любой участок клетки.

Рецепторный механизм проникновения вируса в клетку обеспечивает специфичность инфекционного процесса. Так, вирус гепатита А, В или С проникает и размножается только в клетках печени, аденовирусы и вирус гриппа — в клетках эпителия слизистой оболочки верхних дыхательных путей, вирус, вызывающий воспаление головного мозга, — в нервных клетках, вирус свинки — в клетках околоушных слюнных желёз и т. д.

Инфекционный процесс начинается, когда проникшие в клетку вирусы начинают размножаться, т. е. происходит редупликация вирусного генома и самосборка капсида. Для осуществления редупликации нуклеиновая кислота должна освободиться от капсида. После образования новой молекулы нуклеиновой кислоты она «одевается» синтезированными в цитоплазме клетки-хозяина вирусными белками, и образуется капсид.

Различают три типа взаимодействия вируса с клеткой — продуктивный, abortивный и интегративный.

При *продуктивном* типе репродукция вируса проходит несколько стадий: 1) адсорбция вирионов на клетке; 2) проникновение вируса в клетку; 3) «раздевание» и высвобождение вирусного генома (депротеинизация вируса); 4) синтез вирусных компонентов; 5) формирование вирусов; 6) выход вирионов из клетки.

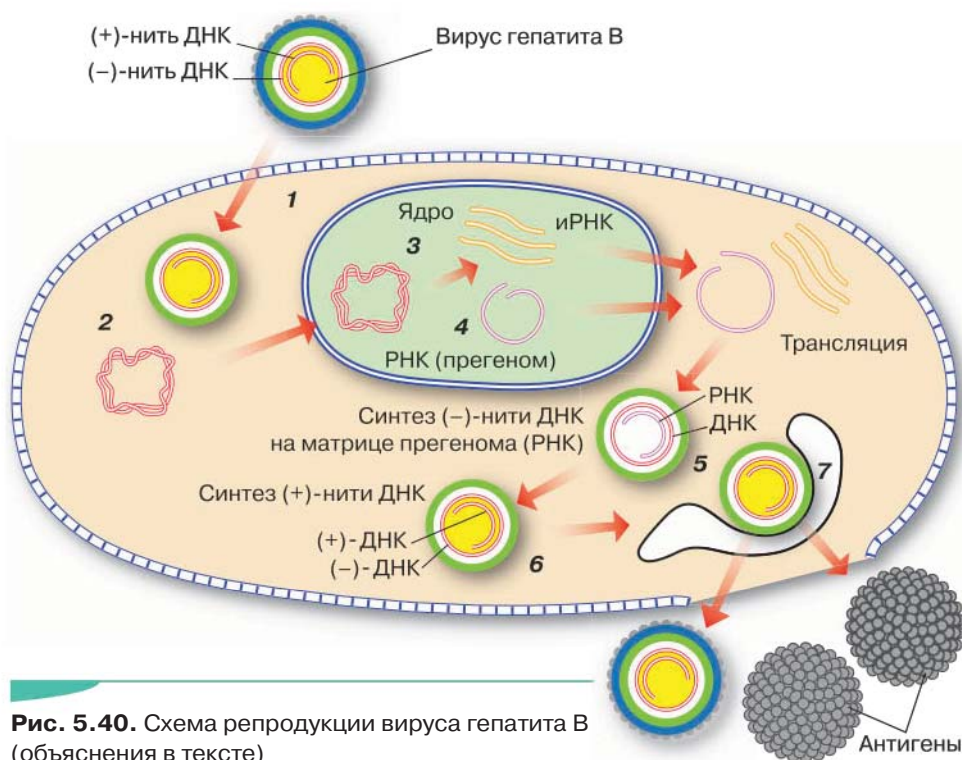


Рис. 5.40. Схема репродукции вируса гепатита В (объяснения в тексте)

В результате этого взаимодействия образуются новые вирионы, по-разному выходящие из клетки: при её лизисе, т. е. «взрывным» механизмом (безоболочечные вирусы), путём «почкования» через мембраны клетки (оболочечные вирусы) или в результате экзоцитоза.

Абортивный тип взаимодействия вируса с клеткой характеризуется прерыванием инфекционного процесса в клетке, поэтому новые вирионы не образуются.

Интегративный тип, или вирогенеза, заключается в интеграции, т. е. встраивании вирусной ДНК в виде провируса в хромосому клетки и их совместном сосуществовании (совместная репликация).

Механизм репродукции у разных вирусов различается. У ДНК-вирусов, содержащих двунитевую ДНК в линейной (герпесвирусы и аденовирусы) или кольцевой форме (папилломавирусы), репликация проходит обычным полуконсервативным способом: после расплетания нитей ДНК к ним комплементарно достраиваются новые полинуклеотидные цепи. Практически у всех вирусов транскрипция вирусного генома происходит в ядре.

Уникальна по механизму репродукция вируса гепатита В (рис. 5.40). Его геном представлен двунитевой кольцевой ДНК, одна нить которой ((+)-нить) короче другой ((-)-нити). После проникновения в клетку сердцевины вируса (1) неполная нить ДНК-генома достраивается, формируется полная двунитевая кольцевая ДНК (2), и созревающий геном попадает в ядро клетки (3). Здесь клеточная ДНК-зависимая РНК-полимераза синтезирует разные иРНК (для синтеза вирусных белков) и РНК-прегеном (4) — матрицу для репликации генома вируса. Далее иРНК перемещаются в цитоплазму и транслируются с образованием белков вируса. Белки сердцевины вируса собираются вокруг прегенома. Под действием РНК-зависимой ДНК-полимеразы вируса на матрице прегенома синтезируется (-)-нить ДНК (5), на которой образуется (+)-нить ДНК (6). Оболочка вируса формируется на антиген-содержащих мембранах эндоплазматической сети или аппарата Гольджи (7). Вирус выходит из клетки путём экзоцитоза.

Механизм репродукции двунитевых РНК-вирусов заключается в том, что образовавшиеся в процессе транскрипции (+)-нити функционируют не только как иРНК, но и участвуют в репликации: они являются матрицами для синтеза (-)-нитей РНК. Последние в комплексе с (+)-нитеями РНК образуют геномные двунитевые РНК вирионов. Репликация вирусных нуклеиновых кислот этих вирусов происходит в цитоплазме клеток.

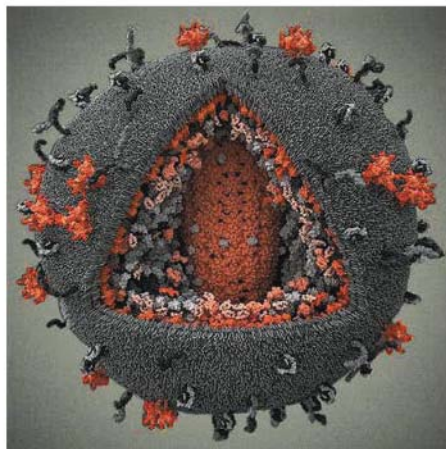


Рис. 5.41. Вирус иммунодефицита человека

Ретровирусы (РНК-вирусы, обратнo транскрибирующие), например вирус иммунодефицита человека (ВИЧ) (рис. 5.41), связываются с рецептором лейкоцитов и других клеток (рис. 5.42, 1). После слияния оболочки ВИЧ с плазматической мембраной в цитоплазме освобождаются геномная РНК и обратная транскриптаза вируса, которая на матрице геномной РНК синтезирует комплементарную (–)-нить ДНК — линейную кДНК. С последней копируется (+)-нить с образованием двойной нити кольцевой кДНК, которая интегрируется с хромосомной ДНК клетки (2, 3). С рекомбинантной ДНК-провируса синтезируются геномная РНК и иРНК, которые обеспечивают синтез компонентов и сборку вирусов (4). Вирусы выходят из клетки путём почкования: сердцевина вируса «одевается» в модифицированную плазматическую мембрану клетки (5).

Иной путь проникновения в клетку у вирусов бактерий — бактериофагов (рис. 5.43). Толстые клеточные стенки бактерий не позволяют белку-рецептору вместе с присоединившимся к нему вирусом погружаться в цитоплазму, как это происходит при инфицировании клеток животных. Поэтому бактериофаг вводит полый стержень в клетку и выталкивает через него ДНК (или РНК),

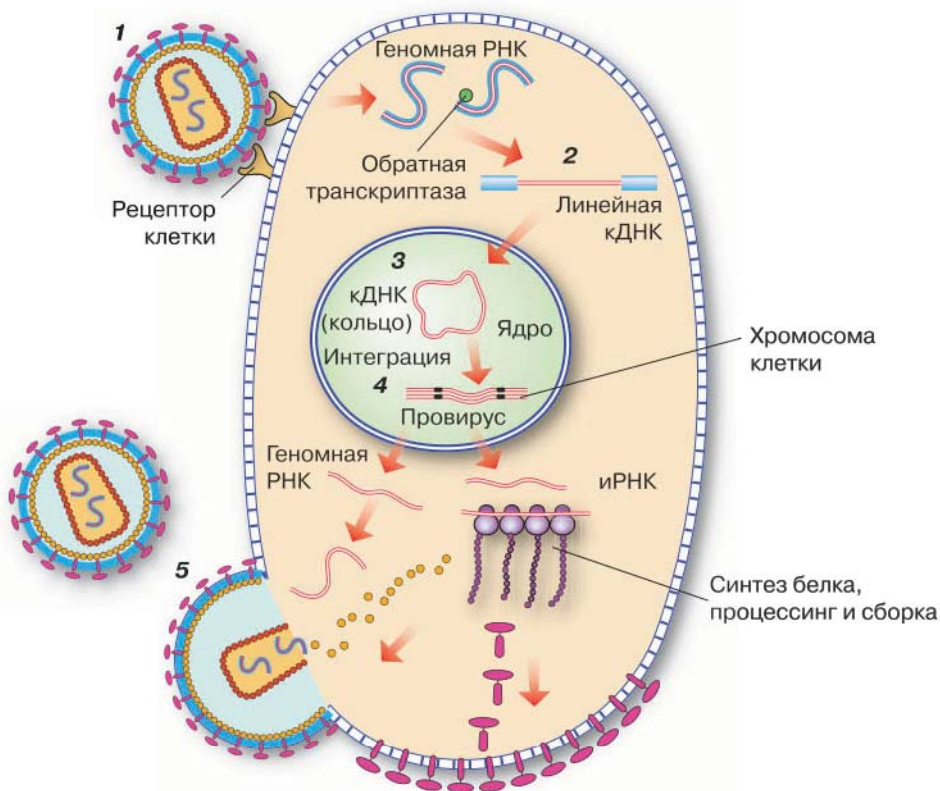


Рис. 5.42. Схема репродукции вируса иммунодефицита человека (ВИЧ) (объяснения в тексте)

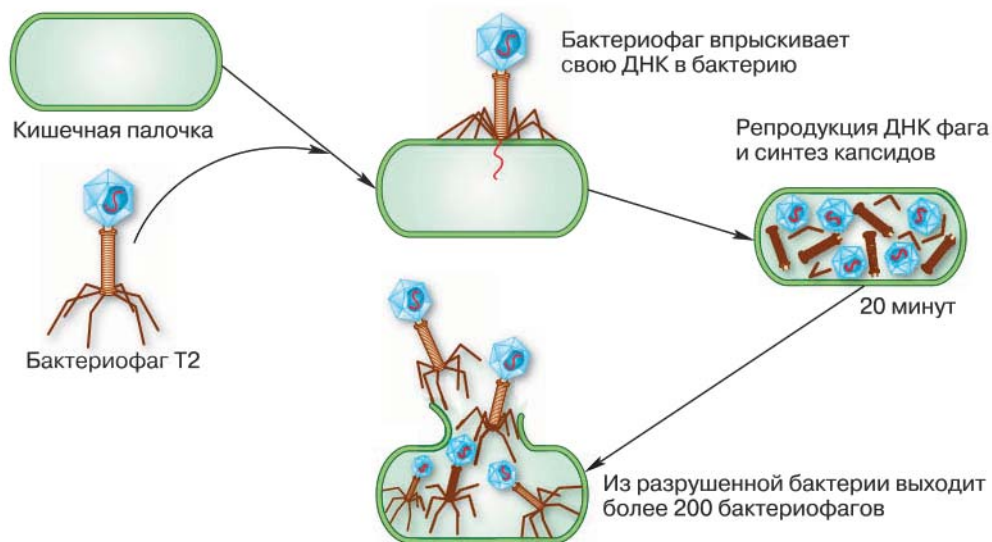


Рис. 5.43. Схема взаимодействия бактериофага с бактериальной клеткой

находящуюся в его головке. Геном бактериофага попадает в цитоплазму, а капсид остаётся снаружи. В цитоплазме бактериальной клетки начинается редупликация генома бактериофага, синтез его белков и формирование капсида. Через определённый промежуток времени бактериальная клетка гибнет, и зрелые фаговые частицы выходят в окружающую среду.

Бактериофаги взаимодействуют с бактериями либо по продуктивному, либо по интегративному типу. Продуктивный тип заканчивается лизисом бактерий. При интегративном типе ДНК фага встраивается в хромосому бактерии, реплицируется синхронно с геномом бактерии, не вызывая её лизиса (передается при делении бактерии). ДНК фага, встроенная в хромосому бактерии, называется профагом, культура бактерий — лизогенной, а сам процесс — *лизогенией* (от греч. *lysis* — разложение и *genos* — происхождение). При этом число бактериофагов не увеличивается из-за «выключения» фаговых генов репрессором, кодируемым одним геном фага.

ДНК фага λ , введенная в бактерию, вызывает либо лизис, либо лизогению (проникшая в бактерию ДНК фага приобретает форму кольца и интегрируется в строго определённую область хромосомы).

Профаги могут спонтанно или под действием индуцирующих агентов (УФ-лучей, митомицина С и др.) дерепрессироваться и исключаться из хромосомы. Этот процесс заканчивается продукцией фагов и лизисом бактерий.

Бактериофаги используются для профилактики и лечения инфекций, в генной инженерии, а также для диагностики (например, для фаготипирования с целью выявления источника инфекции).

Происхождение вирусов. Вирусы представляют собой автономные генетические структуры, неспособные, однако, развиваться вне клетки. Пола-

гают, что вирусы и бактериофаги — обособившиеся генетические элементы клеток, которые эволюционировали вместе с клеточными формами жизни. Существует и другая точка зрения. Она заключается в том, что вирусы возникли раньше или в одно время с первыми клетками и в дальнейшем эволюционировали совместно.

Меры профилактики распространения вирусных заболеваний. Меры профилактики распространения вирусных заболеваний напрямую связаны со знанием биологии той или иной вирусной инфекции. Например, вирусные поражения верхних дыхательных путей, передающиеся воздушно-капельным путём, могут быть практически полностью предотвращены проветриванием помещений, ношением маски в периоды вспышек заболеваемости или во время эпидемии. Во избежание заражения гепатитом А и другими вирусными заболеваниями пищеварительной системы требуется особое внимание к качеству воды и пищи. Для предотвращения вирусных инфекций, передающихся половым путём, важное значение имеют средства личной интимной гигиены и отсутствие случайных половых связей. Многие вирусные заболевания, такие как гепатит В или С, СПИД и некоторые другие, передаются от больных здоровым людям с кровью, слюной, спермой, а также при инъекциях и других медицинских манипуляциях. Предотвратить развитие подобных недугов можно, полностью исключив употребление наркотиков, используя для проведения лечения одноразовые шприцы и т. д. Ведущую роль в распространении вирусных инфекций нервной системы, например вирусного энцефалита, играют клещи — клещи. Поэтому использование в лесу противоклещевых препаратов и соответствующей (закрытой) одежды может во многих случаях исключить заражение.

Однако во всех случаях заражения вирусными заболеваниями необходимо как можно быстрее обратиться к врачу.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Вирусы и бактериофаги — неклеточные формы жизни, паразитирующие на генетическом уровне.
- Существует два способа передачи вирусов от клетки к клетке: горизонтальный — путём выхода вирусной частицы из одной клетки и внедрения в другую клетку и вертикальный — из поколения в поколение в результате встраивания в хромосому клетки-хозяина.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Как устроены вирусы?
- 2 Чем простые вирусы отличаются от сложных?
- 3 Каков принцип взаимодействия вируса и клетки?

- 4 Как вирус проникает в клетку?
- 5 Укажите особенности взаимодействия бактериофага с бактериальной клеткой.
- 6 В чём проявляется действие вирусов на клетку?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Чем горизонтальный путь передачи вирусной инфекции отличается от вертикального? Приведите примеры.
- 2 Как происходит синтез вирусных белков и упаковка новых вирусных частиц?
- 3 Подберите аргументы, свидетельствующие в пользу самостоятельного, независимого от клеток, происхождения вирусов.

Обзор пройденного материала главы 5

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Клетка является структурной и функциональной единицей, а также единицей развития всех живых организмов, обитающих на Земле.

Основой организации клеток живых организмов служит биологическая мембрана.

Выделяют два уровня клеточной организации и соответственно две группы клеток — прокариотические и эукариотические.

Прокариоты — бактерии и синезелёные (цианобактерии) не имеют ограниченного оболочкой ядра. Их наследственный материал представлен одной кольцевой молекулой ДНК.

К группе эукариот относятся представители царства растений, животных и грибов, в клетках которых генетический материал заключён в ограниченное оболочкой ядро.

Эукариоты имеют диплоидный набор хромосом. Хромосомой называют самостоятельную ядерную структуру, имеющую плечи и центромеру. До удвоения ДНК хромосома состоит из одной молекулы ДНК (однохроматидная хромосома), а после редупликации включает две одинаковые молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (двуххроматидная хромосома). Из каждой пары гомологичных хромосом одна получена организмом от отца, а другая — от матери. Гомологичными хромосомами называют хромосомы одинаковые по строению и несущие в одних и тех же местах (локусах) аллельные гены, определяющие развитие одних и тех же признаков. Хромосомный набор соматической клетки — кариотип (совокупность качественных и количественных признаков) является видовым признаком и характерен для всех особей данного вида.

В клетке имеются органоиды, способные к самовоспроизведению. Это митохондрии, пластиды. Их воспроизведение основано на редупликации, содержащихся в этих органоидах кольцевой молекулы ДНК. Кроме того, способны к самовоспроизведению центриоли и базальные тельца жгутиков и ресничек; новые структуры образуются путём самосборки, при котором новые органоиды образуются из белков тубулинов, формирующих микротрубочки, являющиеся основой центриолей и базальных телец.

Клетки размножаются только делением. Митотический цикл клетки — этап жизненного цикла, включающий период подготовки клетки к делению и митоз. Биологический смысл митоза заключается в точном и равномерном распределении между дочерними клетками хромосомного материала, при котором каждая из них получает наследственную информацию идентичную материнской. Клетки не всё время находятся

в митотическом цикле. Большинство из них выходят из него после деления дифференцируются (специализируются в различных направлениях) и приступают к выполнению своих функций в составе той или иной ткани.

Митотическое деление клеток обеспечивает рост организма, бесполое размножение и восстановление клеточных потерь, возникающих как в физиологических условиях, так и вследствие травмы или заболевания. Нарушение регуляции интенсивности клеточного деления лежит в основе практически всех известных патологических состояний, например, опухолевого роста, язвенного процесса и даже заболеваний центральной нервной системы (болезнь Паркинсона и других).

Вирусы — неклеточные формы жизни, представляющие собой паразитов на клеточном уровне. Различают две группы вирусов: ДНК-содержащие, наследственным материалом у которых служит молекула ДНК, например, вирус гриппа и РНК-содержащие включающие в качестве носителя наследственной информации молекулу РНК. К таким вирусам относят вирусы гепатита «С» и ВИЧ.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Специалист-цитолог должен овладеть обширными и глубокими знаниями не только общих закономерностей строения и работы клеток, но и специфических особенностей разнообразных клеток многоклеточных и одноклеточных организмов. Квалифицированный цитолог знает основные достижения и методические возможности наук, занимающихся молекулярным и надмолекулярным уровнями организации клеток. Он хорошо знаком с областями приложения цитологии в медицине, ветеринарии, сельском хозяйстве. Предмет исследования цитологии — закономерности строения и функции клеток, лежащих в основе организации всех одноклеточных и многоклеточных организмов. Общие их закономерности изучает общая цитология, теснейшим образом связанная с молекулярной биологией, молекулярной генетикой и физиологией клеток. Изменения свойств клеток лежат в основе многих патологических процессов, в частности злокачественных новообразований. Взаимоотношения паразитов и клеток хозяина (многоклеточного организма) основываются на общих свойствах этих клеток. Разработанные в последнее время методы культивирования вне организма растительных и животных клеток открывают большие перспективы в новой отрасли производства — биотехнологии, занимающейся промышленным производством лекарственных веществ, гормонов и других соединений. Частная цитология представляет собой часть биологических наук, изучающих различные живые организмы (зоологии, ботаники и др.).

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Как можно объяснить длительное состояние покоя вирусного генома, включённого в хромосомы клетки-хозяина?
2. В чём сущность процессов регенерации в тканях с различным уровнем клеточного размножения?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Что лежит в основе дифференцировки клеток различных тканей многоклеточного организма?
2. Используя знания о путях распространения вирусных и бактериальных инфекций, предложите пути предотвращения заболевания.

ЗАДАНИЯ

1. Используя школьный микроскоп, рассмотрите препараты клеток одноклеточных организмов, многоклеточных растений и животных. Опишите черты различия и сходства их организации.
2. Приготовьте самостоятельно простейшие гистологические препараты из корешка лука и листа любого цветкового растения, используя указания в рабочей тетради.

Размножение и развитие организмов

Размножение, или самовоспроизведение, — одна из важнейших характеристик органической природы. Размножение — свойство, присущее всем без исключения живым организмам — от бактерий до млекопитающих. Существование любого вида животных и растений, бактерий и грибов, преемственность между родительскими особями и их потомством поддерживаются только благодаря размножению. Тесно связано с самовоспроизведением и другое свойство живых организмов — развитие. Оно также присуще всему живому на Земле — и мельчайшим одноклеточным организмам, и многоклеточным растениям и животным.



Размножение организмов

Несмотря на огромное разнообразие, формы размножения могут быть объединены в две группы: половое и бесполое.

Б. П. Токин



Как уже отмечалось, одним из свойств живого является дискретность. Дискретность организации живой материи предполагает существование размножения — процесса воспроизведения себе подобных. Необходимое условие размножения — наследственность, т. е. способность воспроизвести свойства и признаки родителей. И хотя под словами «размножение» и «наследственность» имеются в виду разные свойства организмов, они, по существу, тесно взаимосвязаны.

Известны различные формы размножения, но все они могут быть объединены в два типа — половое и бесполое. *Половым размножением* называют смену поколений и развитие организмов на основе специализированных — половых — клеток, образующихся в половых железах. В эволюции полового размножения наиболее прогрессивным оказался способ, благодаря которому новый организм развивается в результате слияния двух половых клеток, образованных разными родителями. Однако у беспозвоночных животных нередко сперматозоиды и яйцеклетки формируются в теле одного организма. Такое явление — обоеполость — называется *гермафродитизмом*.

Цветковые растения также бывают обоеполыми. У большинства видов покрытосеменных (цветковых) растений обоеполый цветок включает и тычинки, где образуются мужские половые клетки — спермии, и пестики, где формируются яйцеклетки. Примерно у $\frac{1}{4}$ части видов цветки однополые, т. е. мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки развиваются

независимо. Примером может служить конопля. У некоторых растений (кукурузы, берёзы) и мужские и женские цветки возникают на одной особи.

Известны случаи, когда новый организм не обязательно появляется в результате слияния половых клеток. У некоторых видов животных и растений развитие организма осуществляется из неоплодотворённой яйцеклетки. Такое размножение называется девственным или *партеногенетическим*.

Бесполое размножение характеризуется тем, что новая особь развивается из неполовых, соматических (телесных) клеток. Рассмотрим подробнее оба типа размножения.

6.1. Бесполое размножение

При бесполом размножении новый организм может возникнуть из одной клетки или из нескольких неполовых (соматических) клеток материнской особи.

Многие простейшие (амёба, эвглена зелёная и др.), одноклеточные водоросли (хламидомонада) размножаются путём обычного митотического деления клетки. Другим одноклеточным, например некоторым низшим грибам, водорослям (хлорелла), животным (малярийный плазмодий), свойственно *спорообразование*. Оно заключается в том, что клетка распадается на большое число особей, равное количеству ядер, заранее образованных в родительской клетке в результате многократного митотического деления её ядра. Многоклеточные организмы также способны к спорообразованию. Это мхи, высшие грибы, многоклеточные водоросли, папоротниковидные и некоторые другие.

Как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов способом бесполого размножения служит также *почкование*. Например, у дрожжевых грибов (рис. 6.1) и некоторых инфузорий (сосущие инфузории) почкование заключается в том, что на материнской клетке первоначально образуется не-



Рис. 6.1. Почкование дрожжевых грибов. В основе почкования лежит митотическое деление ядра с последующей неравномерной цитотомией

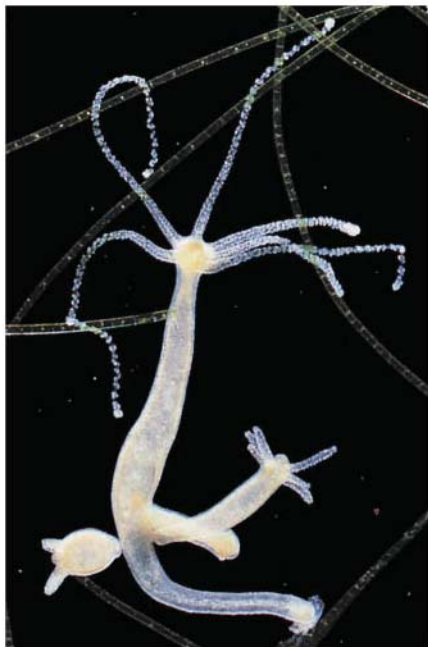


Рис. 6.2. Почкование пресноводной гидры

большой бугорок, содержащий ядро, — почка. Она растёт, достигает размеров, близких к материнским, и затем отделяется, переходя к самостоятельному существованию. У многоклеточных (пресноводная гидра) почка состоит из группы клеток обеих слоёв стенки тела. Почка растёт, удлиняется, на переднем её конце появляется ротовое отверстие, окружённое щупальцами. Почкование завершается образованием маленькой гидры, которая затем отделяется от материнского организма (рис. 6.2).

У многоклеточных животных бесполое размножение осуществляется также путём деления тела на две части (кольчатые черви) или же путём фрагментации тела на несколько частей (плоские черви, иглокожие). Из таких частей развиваются полноценные особи.

У растений широко распространено вегетативное размножение, т. е. размножение частями тела — черенками, усами, клубнями (рис. 6.3). Так, у картофеля для размножения служат видоиз-

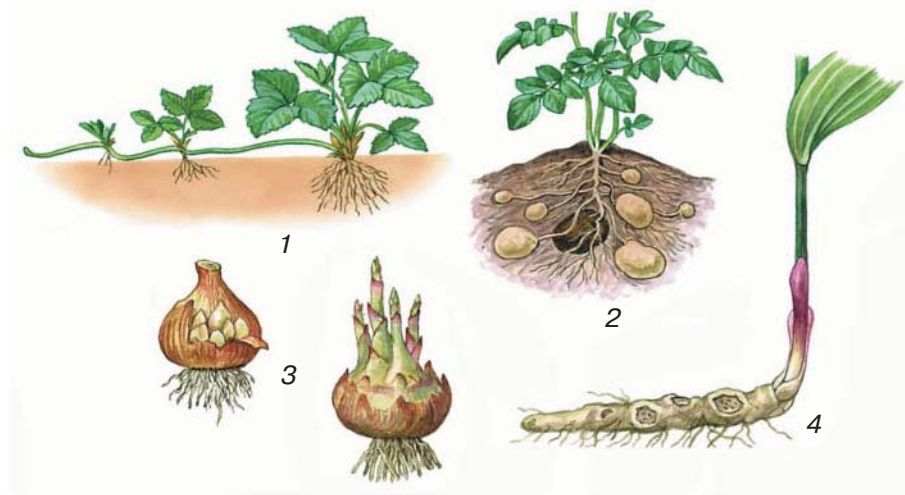


Рис. 6.3. Вегетативное размножение растений: 1 — надземные ползучие побеги-усы (земляника); 2 — клубни (картофель); 3 — луковички в луковиче (репчатый лук); 4 — корневище (ирис)

менённые подземные части стебля — клубни. У жасмина, ивы легко укореняются побеги — черенки. С помощью черенков также размножают виноград, смородину. Длинные ползучие побеги земляники — усы — образуют почки, которые, укореняясь, дают начало новому растению. Немногие растения (бегония) могут размножаться листовыми черенками (листовая пластинка и черешок). При этом на нижней стороне листа, в местах разветвления крупных жилок, возникают корни, на верхней — почки, а затем побеги.

Также для вегетативного размножения используют корень. В садоводстве с помощью черенков из боковых корней размножают малину, вишню, сливу, розы. Корневыми клубнями размножаются георгины. Видоизменение подземной части стебля — корневище — также образует новые растения. Например, осот за счёт корневища может дать до 1,5—2 тыс. новых особей на 1 м² почвы.

У животных способность к бесполому размножению, когда источником для формирования нового организма служат соматические клетки, их деление лежит в основе явления регенерации — восстановления утраченных частей тела. У относительно просто устроенных животных — кишечнополостных, плоских и кольчатых червей, некоторых моллюсков из фрагментов тела восстанавливается целый организм. У низших позвоночных — тритонов — способны регенерировать утраченные хвост и конечности (см. рис. 7.20).

Бесполое размножение, эволюционно возникшее раньше полового, — весьма эффективный процесс. С его помощью в благоприятных условиях численность вида может быстро увеличиваться. Однако при любых формах бесполого размножения все потомки имеют генотип, идентичный материнскому. Вспомним, что в интерфазе митоза происходит абсолютно точное удвоение генетического материала, в результате которого при делении каждая из дочерних клеток получает наследственную информацию, сходную с таковой у материнской. Поскольку все соматические клетки организма возникли путём митоза, а именно из них и развивается новый организм, становится понятным, почему все особи при бесполом размножении генетически сходны — оно не сопровождается повышением генетического разнообразия. Новые признаки, которые могут оказаться полезными при изменении условий среды, появляются только в результате относительно редких мутаций.

Таким образом, бесполое размножение — это способ самовоспроизведения организмов, при котором увеличение численности особей и генетическая преемственность поколений обеспечиваются соматическими клетками.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Бесполое размножение возникло в процессе эволюции раньше полового.
- В основе всех форм бесполого размножения растений и животных лежит митотическое деление клеток.
- Бесполое размножение характерно для растений и большинства беспозвоночных животных.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 У каких организмов встречается бесполое размножение?
- 2 Какие формы бесполого размножения вам известны? Приведите примеры.
- 3 Почему при бесполом размножении потомки генетически сходны?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 В каких случаях при бесполом размножении отдельные особи отличаются от родительских?
- 2 Каково биологическое значение бесполого размножения?
- 3 Объясните, почему партеногенетическое развитие нельзя считать формой бесполого размножения организмов.



6.2. Половое размножение

Половое размножение имеет очень большие эволюционные преимущества по сравнению с бесполом. Это обусловлено тем, что генотип потомков возникает путём комбинации генов, принадлежащих обоим родителям. В результате повышаются возможности организмов в приспособлении к условиям окружающей среды. Поскольку новые комбинации осуществляются в каждом поколении, то приспособленными к новым условиям существования может оказаться гораздо большее количество особей, чем при бесполом размножении. Появление новых комбинаций генов, а следовательно, и новых сочетаний признаков и свойств у потомков обеспечивает более успешное и быстрое приспособление вида к меняющимся условиям обитания путём естественного отбора организмов с наиболее удачными сочетаниями последних.

Таким образом, сущность полового размножения заключается в объединении в наследственном материале потомка генетической информации из двух разных источников — родителей.

У обоеполюх животных и растений существуют приспособления, предотвращающие самооплодотворение. У плоских червей — планарий и у кольчатых — дождевых червей наблюдается спаривание между разными особями. У растений самоопыление исключается в случае их однополости. Когда же развиваются обоеполые цветы, тычинки и пестики созревают неодновременно, что и делает возможным только перекрёстное опыление.

Разделение полов имеет очевидные эволюционные преимущества. Раздельнополость создаёт возможность специализации родителей по строению и поведению, а возникновение нового эволюционного фактора — по-

лового отбора — способствует развитию различных форм заботы о потомстве. При этом самцы могут играть большую роль в охране семьи, охоте, а также участвовать в конкуренции за самку — половом отборе.

Однако как образуются и откуда берутся первичные половые клетки, становящиеся в дальнейшем яйцеклетками и сперматозоидами?

Исследования показали, что источником первичных половых клеток хордовых животных являются так называемые *гоноциты*, обособляющиеся, как правило, из энтодермы на ранних стадиях эмбрионального развития во время гастрюляции или ранней нейруляции — начала образования нервной трубки зародыша. Их выделение сопровождается необратимыми процессами специализации и исключает в дальнейшем пополнение запаса половых клеток за счёт соматических. Гоноциты перемещаются в теле зародыша с токами жидкостей и путём хемотаксиса и заселяют формирующиеся из мезодермы половые железы. Начиная с этого времени и далее, в течение всего онтогенеза, первичные половые клетки отличаются от соматических, дифференцирующихся в различных направлениях, своей *тотипотентностью* (от лат. *totus* — весь, целый и *potentia* — сила). На стадии первичных гоноцитов мужские и женские половые клетки, как правило, неотличимы. Различия появляются позже, после их проникновения в половые железы.

6.2.1. Развитие половых клеток (гаметогенез)

В половых железах развиваются половые клетки — гаметы. Мужские — сперматозоиды — в семенниках и женские — яйцеклетки, или яйца, — в яичниках. В первом случае путь их развития называют *сперматогенезом* (от греч. *sperma* — семя и *genesis* — происхождение), во втором — *овогенезом* (от лат. *ovum* — яйцо и *генез*).

В процессе образования зрелых половых клеток — как сперматозоидов, так и яйцеклеток — выделяют ряд стадий (рис. 6.4). Первая стадия — **период размножения**, в котором первичные половые клетки делятся путём митоза, в результате чего увеличивается их количество. При сперматогенезе размножение первичных половых клеток — сперматогониев очень интенсивное. Оно начинается с наступления половой зрелости и протекает в течение всего репродуктивного периода — времени, когда животное может участвовать в половом размножении, — и постепенно затухает лишь к старости. Размножение женских первичных половых клеток — овогониев — у низших позвоночных также продолжается почти всю жизнь. У млекопитающих, в том числе и у человека, эти клетки с наибольшей интенсивностью размножаются лишь во внутриутробном периоде развития плода и сохраняются в состоянии покоя до полового созревания. Установлено, что у человека число овогониев достигает максимальных значений у плода к 5-му месяцу, когда их количество увеличивается до 6—7 млн. После этого происходит селекция клеток на возможные хромосомные нарушения. В результате апоптоза большая часть этих клеток погибает, и к моменту рождения их остаётся около 1 млн, а к половому созреванию — не более 300 тыс.

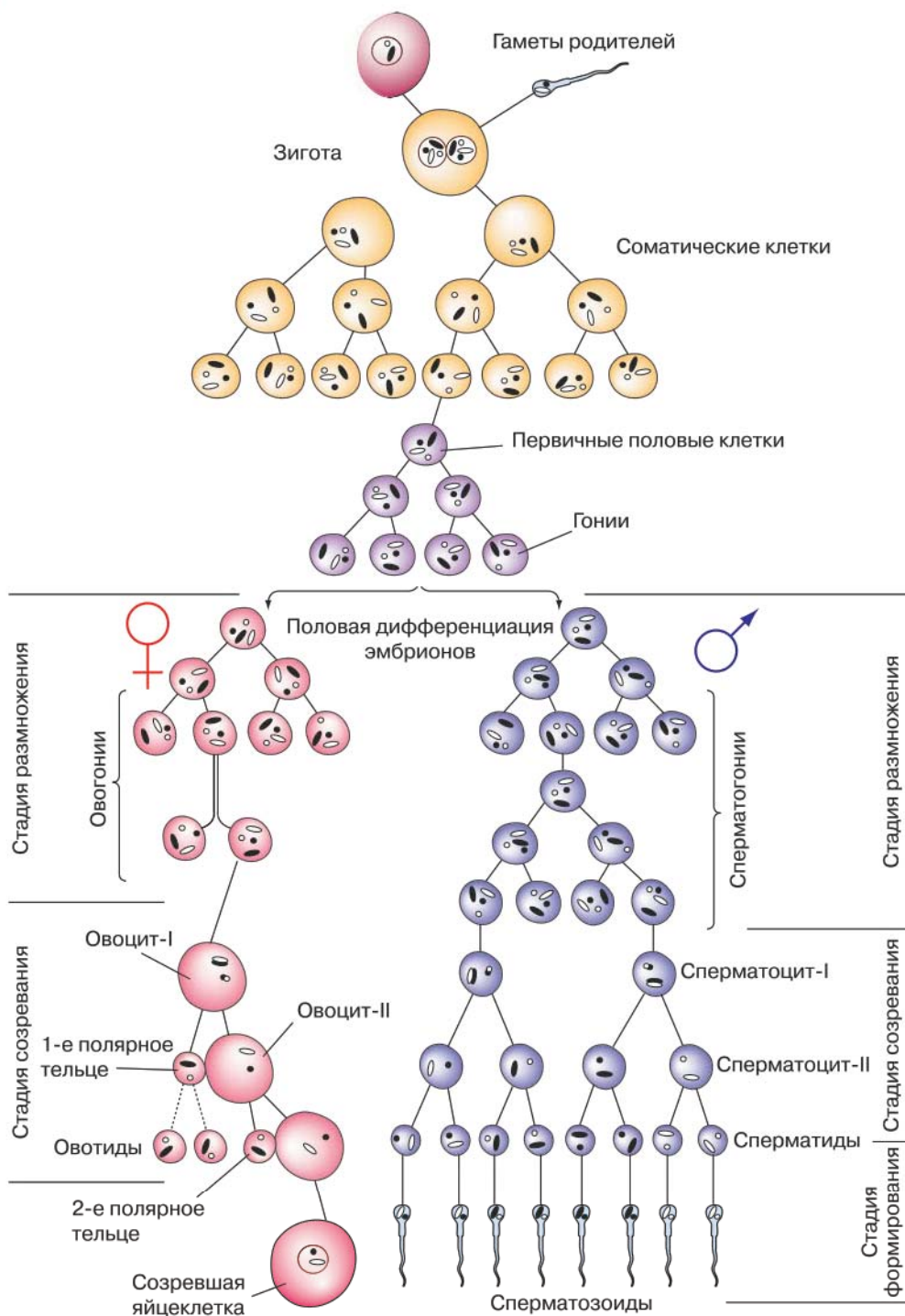


Рис. 6.4. Схема гаметогенеза (ядерные оболочки в соматических клетках и клетках-предшественниках гамет не изображены)

Вторая стадия — **период роста**. У незрелых мужских гамет он выражен слабо, их размеры увеличиваются незначительно. Напротив, будущие яйцеклетки — овоциты — увеличиваются в размерах иногда в сотни, а чаще в тысячи и даже сотни тысяч раз. У одних животных овоциты растут очень быстро — в течение нескольких дней или недель, а у других видов их рост продолжается месяцы и даже годы. Рост овоцитов осуществляется за счёт веществ, образуемых другими клетками организма. Например, у рыб, амфибий и в большей степени у рептилий и птиц основную массу яйца составляет желток. Он синтезируется в печени, в особой растворимой форме переносится кровью в яичник, проникает в растущие овоциты и откладывается там в виде желточных гранул, одетых пограничной мембраной. Кроме того, в самой будущей половой клетке синтезируются многочисленные белки и большое количество разнообразных РНК — транспортных, рибосомальных и информационных.

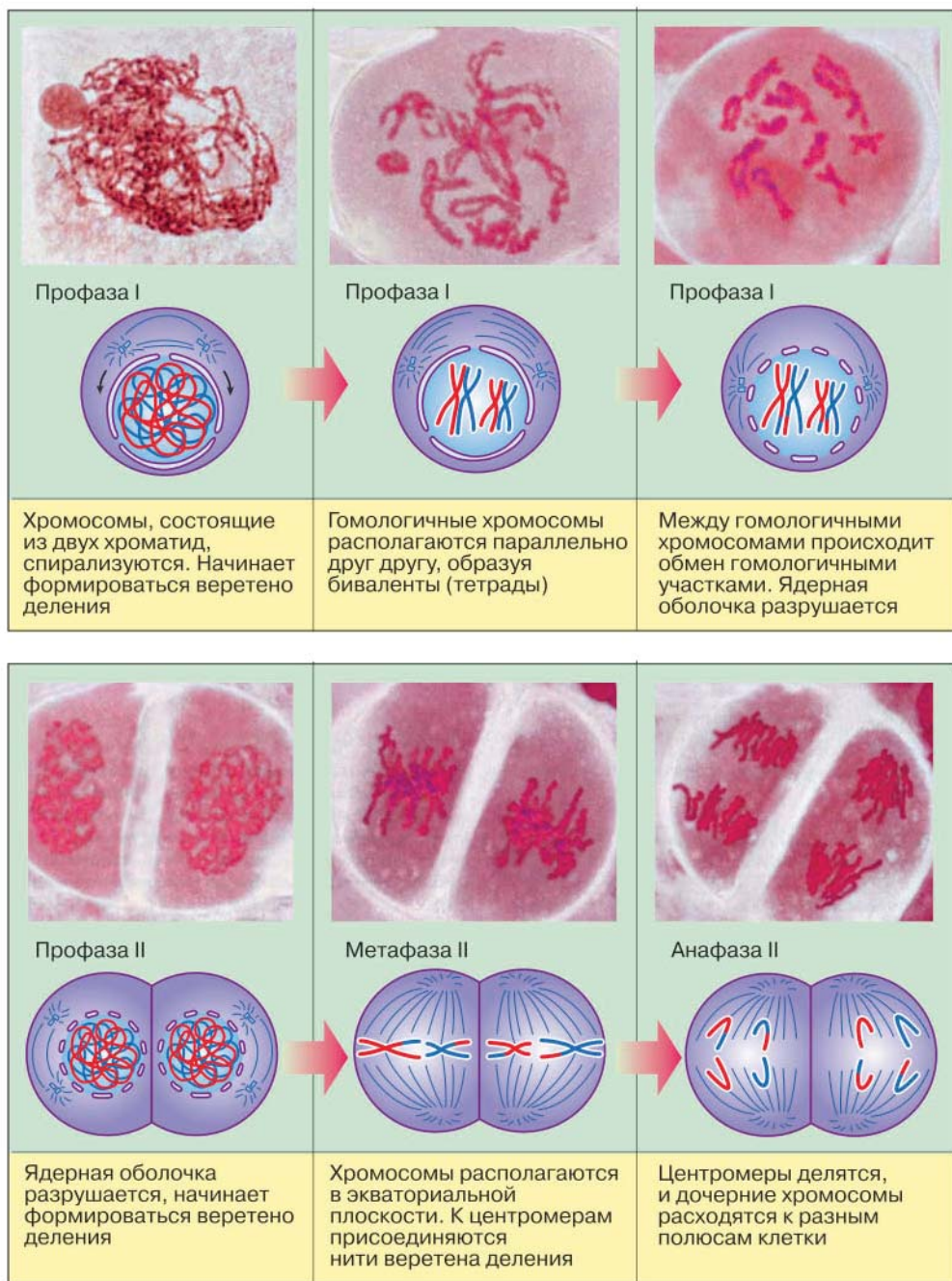
Не более трети синтезируемых в этот период в клетке иРНК используются в процессе овогенеза. На остальных молекулах процесс трансляции, обеспечивающий образование белковых молекул, начинается лишь после оплодотворения. До этого времени молекулы информационных и других видов РНК сохраняются заблокированными специальными белками. Эти устойчивые рибонуклеопротеидные комплексы получили название *информосом*.

Значение таких образований заключается в осуществлении как минимум двух процессов. Во-первых, иРНК используются для обеспечения процессов биосинтеза на ранних этапах развития зародыша (во время дробления), когда собственная наследственная информация его клеток не используется. Во-вторых, часть информосом содержит регуляторные белки, РНК и рибонуклеопротеиды, определяющие впоследствии направления и пути дифференцировки клеток зародыша. Например, в яйцеклетках многих видов животных, как беспозвоночных, так и хордовых, обнаружены особые гранулы, которые при делении клеток зародыша оказываются только в предшественниках половых клеток — гоноцитах. Локальное разрушение макромолекул этих гранул ультрафиолетовым излучением делает организм бесплодным — у него не образуется половых клеток.

Необходимо отметить, что распределение информосом по цитоплазме будущей яйцеклетки — процесс закономерный. Особенно отчётливо это проявляется в так называемых мозаичных яйцеклетках у амфибий или дрозофил. В яйцеклетках других групп животных чётких градиентов цитоплазматических детерминант не обнаружено. Такие яйцеклетки получили название регуляционных. Помимо регуляторов цитоплазматического расположения, учёные предполагают и внутримембранные комплексы веществ, определяющих полярность яйцеклетки и обуславливающих неодинаковый электрический заряд разных участков цитоплазматической мембраны.

В интерфазе-I, периоде роста, предшествующем первому делению периода созревания — мейоза, происходит редупликация ДНК.

Следующая стадия — **период созревания**, или **мейоз**, — представлена на рисунке 6.5.



Надо отметить, что завершение роста, особенно при овогенезе, накладывается на начало процесса созревания — профазу первого мейотического деления. Клетки, вступающие в период созревания, содержат диплоидный

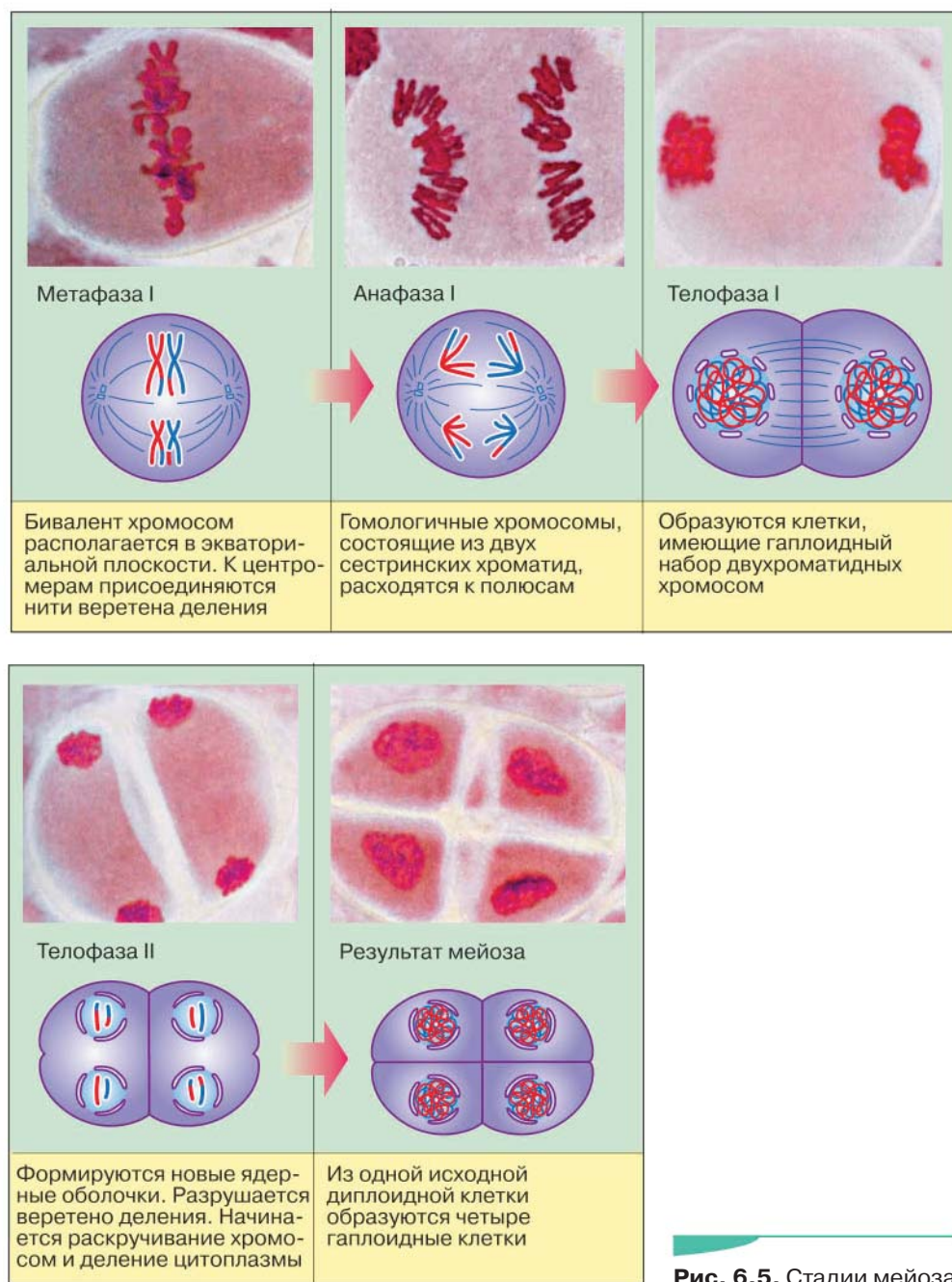


Рис. 6.5. Стадии мейоза

набор хромосом и удвоенное количество ДНК ($2n4c$). В процессе полового размножения у организмов любого вида из поколения в поколение сохраняется свойственное ему число хромосом. Это достигается тем, что перед сли-

янием половых клеток — *оплодотворением* — в процессе созревания в них уменьшается (редуцируется) число хромосом, т. е. из диплоидного набора ($2n$) образуется гаплоидный ($1n$). Закономерности прохождения мейоза в мужских и женских половых клетках по существу одинаковы. Поэтому сначала рассмотрим общие черты этого процесса, а затем остановимся на конкретных особенностях, характерных для сперматогенеза и овогенеза.

Сущность мейоза состоит в том, что каждая половая клетка получает одинарный — гаплоидный набор хромосом. Вместе с тем мейоз — это процесс, в результате которого создаются новые комбинации генов путём сочетания разных материнских и отцовских хромосом. Перекомбинирование наследственных задатков возникает, кроме того, и в результате обмена участками между гомологичными хромосомами, происходящего в мейозе.

Мейоз включает два последовательных, следующих друг за другом практически без перерыва деления. Как и при митозе, в каждом мейотическом делении выделяют четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Первое мейотическое деление. Первое мейотическое деление носит название *редукционного* (от лат. *reductio* — уменьшение), так как после его завершения в дочерних клетках оказывается вдвое меньше хромосом, чем в исходной.

Профаза I начинается спирализацией хромосом, которые видны в световой микроскоп как тонкие длинные нити. Уже на этом этапе при большом увеличении микроскопа можно различить, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединённых между собой в области центромеры. Затем гомологичные хромосомы сближаются, каждая точка одной хромосомы совмещается с соответствующей точкой другой гомологичной хромосомы.

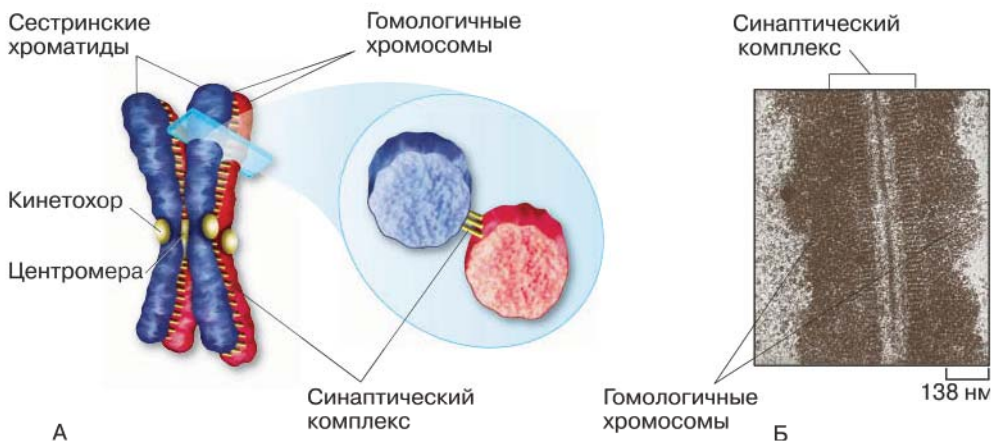
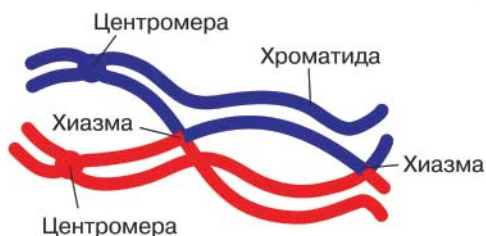


Рис. 6.6. Конъюгация гомологичных хромосом: А — схема образования синаптического комплекса; Б — электронная микрофотография синаптического комплекса

Рис. 6.7. Схема кроссинговера, при котором обмениваются участками несестринские хроматиды



Этот процесс точного и тесного сближения гомологичных хромосом в мейозе называется *конъюгацией*. В процессе конъюгации гомологичные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, сближаются на расстояние, не превышающее 120 нм (рис. 6.6). Но они не просто лежат рядом, а удерживаются одна около другой благодаря образованию хроматидами каждой гомологичной хромосомы белковых нитей с утолщениями на свободном конце (синаптический комплекс). Нити обеих хромосом соединяются друг с другом способом, напоминающим застёжку-молнию.

Благодаря таким мостикам гомологичные хромосомы могут долгое время находиться в сближенном (конъюгированном) состоянии. Пара конъюгированных хромосом образует *бивалент* (от лат. *bi* — двойной) или *тетраду* (от греч. *tetrados* — четвёрка). В дальнейшем между хромосомами, составляющими бивалент, может произойти обмен одинаковыми, или гомологичными, т. е. содержащими одни и те же гены, участками. Такой процесс носит название *кроссинговера* (от англ. *crossing-over* — перекрёст) (рис. 6.7).

Вероятность кроссинговера для каждой хромосомы составляет 50%. При этом участками обмениваются две рядом лежащие несестринские хроматиды, входящие в состав разных гомологичных хромосом. Обмен участками включает два эпизода: разрыв хроматид на одном уровне и соединение центральной части плеча одной хроматиды с периферической частью плеча другой несестринской хроматиды. В местах кроссинговера формируются физические перекрёсты — *хиазмы* (от лат. *hiazma* — перекрёст) (см. рис. 6.7).

В результате кроссинговера каждая из гомологичных хромосом оказывается состоящей из одной хроматиды с неизменённым набором генов и второй — с рекомбинированными генами. Таким образом, в составе бивалента в результате обмена участками все хроматиды оказываются разными по комбинациям вариантов аллельных генов (рис. 6.9).

К концу профазы между гомологичными хромосомами возникают силы отталкивания. Вначале они проявляются в области центромер, а затем в других участках. Хромосомы остаются связанными между собой только в местах кроссинговера — хиазмах. По мере усиления спирализации возрастают и силы отталкивания. Хиазмы смещаются к концам плеч хромосом, где образуются терминальные (конечные) хиазмы.

При отсутствии кроссинговера между гомологичными хромосомами силы отталкивания как бы «расстёгивают» застёжку-молнию в направлении от центромеры к концам плеч хромосом.

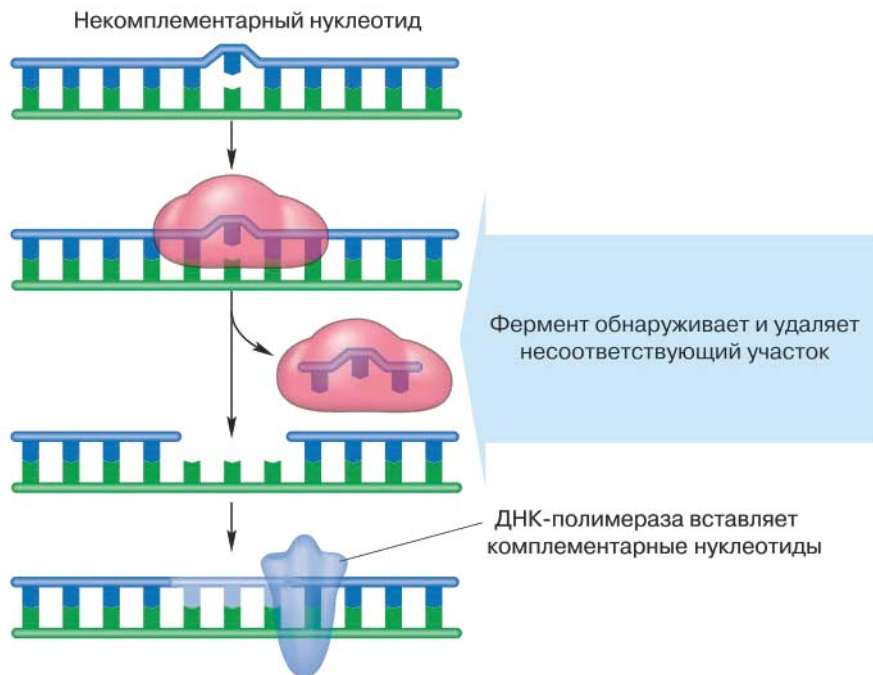


Рис. 6.8. Репарация ДНК

В **метафазе I** спирализация хромосом достигает максимума. Конъюгированные хромосомы располагаются по экватору клетки, причём в плоскости экватора лежат теломерные участки хромосом, соединённые терминальными хиазмами, а центромеры гомологичных хромосом обращены к разным полюсам клетки. К ним прикрепляются микротрубочки веретена деления.

В **анафазе I** плечи гомологичных хромосом окончательно разделяются в результате разрыва терминальных хиазм, и гомологичные хромосомы из бивалента расходятся к различным полюсам клетки. Следовательно, из каждой пары гомологичных хромосом в дочернюю клетку попадает только одна хромосома. Число хромосом уменьшается в два раза, и хромосомный набор становится гаплоидным. Однако каждая хромосома состоит из двух хроматид, т. е. по-прежнему содержит удвоенное количество ДНК, и, следовательно, хромосомный набор клетки после завершения первого мейотического деления будет $1n2c$.

В **телофазе I** на короткое время образуется ядерная оболочка.

Интерфаза II. Поскольку отдельные хромосомы гаплоидных дочерних клеток продолжают оставаться удвоенными, во время интерфазы между первым и вторым делениями мейоза редупликации ДНК не происходит. Идёт репаративный синтез ДНК, направленный на ликвидацию возможных нарушений структуры ДНК, возникших в результате кроссинговера (рис. 6.8).

Клетки, образовавшиеся в результате первого деления созревания, отличаются по составу отцовских и материнских хромосом и, следовательно,

по набору генов. Например, все клетки человека, в том числе первичные половые клетки, содержат 46 хромосом. Из них 23 получены от отца и 23 от матери. После первого мейотического деления в сперматоциты и овоциты попадает только по 23 хромосомы — по одной хромосоме из каждой пары гомологичных хромосом. Однако вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом в анафазе I образующиеся клетки получают самые разнообразные комбинации родительских хромосом. Например, в одной из них может оказаться 3 отцовских и 20 материнских хромосом, в другой — 10 отцовских и 13 материнских, в третьей — 20 отцовских и 3 материнских и т. д. Число возможных комбинаций очень велико и составляет 2^{23} варианта. Если учесть ещё обмен гомологичными участками хромосом в профазе I деления мейоза, то вполне очевидно, что каждая образующаяся клетка генетически уникальна, так как несёт свой неповторимый набор генов. Следовательно, мейоз — основа комбинативной генотипической изменчивости.

Второе мейотическое деление называют эквационным (от лат. *aequatio* — уравнивание). Оно в общем протекает так же, как обычное митотическое деление, с той лишь разницей, что делящаяся клетка гаплоидна ($1n2c$).

В **анафазе II** центромеры, соединяющие сестринские хроматиды в каждой хромосоме, делятся. Хроматиды, как и в митозе, с этого момента становятся самостоятельными дочерними хромосомами и начинают движение к разным полюсам клетки. С завершением **телофазы II** заканчивается и весь процесс мейоза. В результате из исходной первичной половой клетки образовались четыре гаплоидные клетки с хромосомным набором $1n1c$.

Таким образом, сущность периода созревания состоит в том, что в половых клетках путём двукратного мейотического деления количество хромосом уменьшается вдвое, а количество ДНК — вчетверо.

Биологический смысл второго мейотического деления заключается в приведении количества ДНК в соответствие хромосомному набору (см. рис. 6.9).

У особей мужского пола все четыре гаплоидные клетки, образовавшиеся в результате мейоза, в дальнейшем дают начало гаметам — сперматозоидам. У особей женского пола вследствие неравномерных делений цитоплазмы в процессе мейоза лишь из одной клетки получается жизнеспособное яйцо. Три другие дочерние клетки гораздо мельче, они превращаются в так называемые редуccionные, или направительные, тельца, вскоре погибающие.

Биологический смысл образования только одной яйцеклетки и гибели трёх полноценных (с генетической точки зрения) редуccionных телец обусловлен необходимостью сохранения в одной клетке всех запасных питательных веществ, которые понадобятся для развития будущего зародыша.

В зависимости от количества желтка в яйцеклетке женские гаметы подразделяют на ряд типов. У ланцетника желтка мало, и он практически равномерно распределяется по всей цитоплазме. У амфибий желтка больше, а у рептилий и птиц его очень много, и он сконцентрирован у одного из полю-

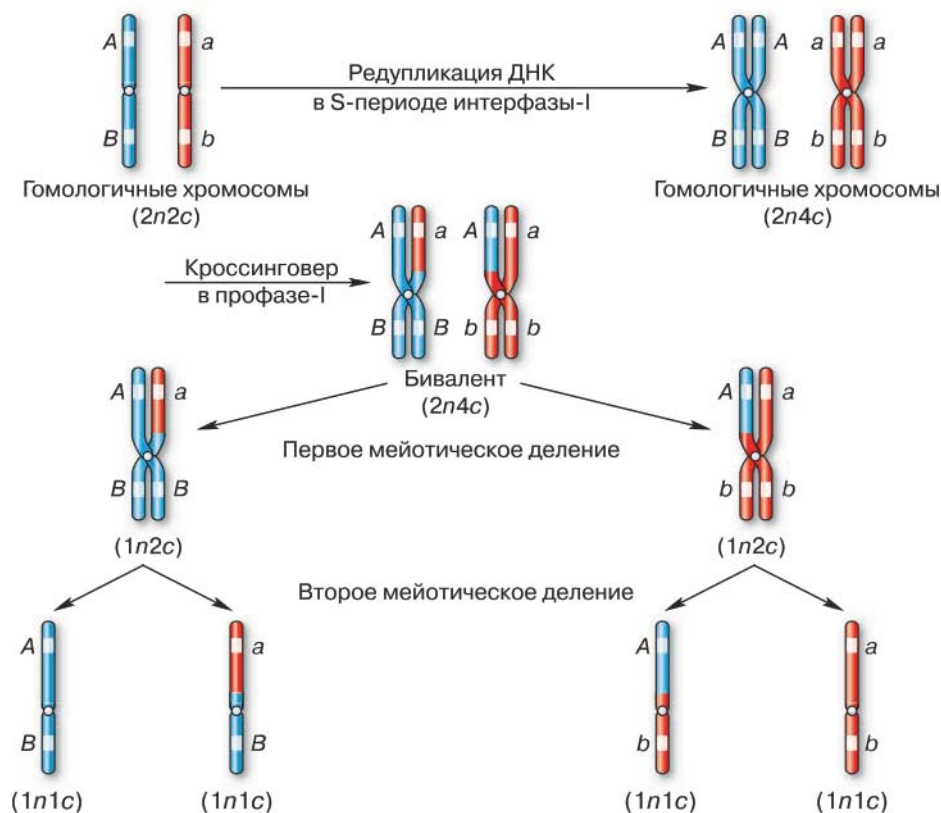


Рис. 6.9. Генетическая схема мейоза. Все дочерние клетки различаются по комбинации генов

сов клетки — *вегетативного* (питающего). Другой полюс, где желтка мало, несёт ядро клетки и называется *анимальным* (от лат. *animalis* — животное).

На заключительной стадии гаметогенеза — в **периоде формирования** происходит приобретение клетками определённой формы и размеров, соответствующих их специфической функции. Женские половые клетки покрываются оболочками и готовы к оплодотворению непосредственно после завершения мейоза, а часто и до полного его окончания. Во многих случаях, например у пресмыкающихся и птиц, за счёт деятельности клеток, окружающих яйцеклетку, вокруг неё возникает ряд дополнительных оболочек (рис. 6.10). Их функция заключается в защите яйцеклетки и развивающегося зародыша от внешних неблагоприятных воздействий. Через наружные оболочки внутрь свободно проникает воздух, но вирусы и бактерии, в особенности через оболочки птичьих яиц, не проходят.

Функция сперматозоидов состоит в доставке в яйцеклетку генетической информации и стимуляции её развития. В связи с этим после завершения мейоза половая клетка подвергается и глубокой перестройке. Аппарат Гольджи располагается на переднем конце головки, преобразуясь в конце-

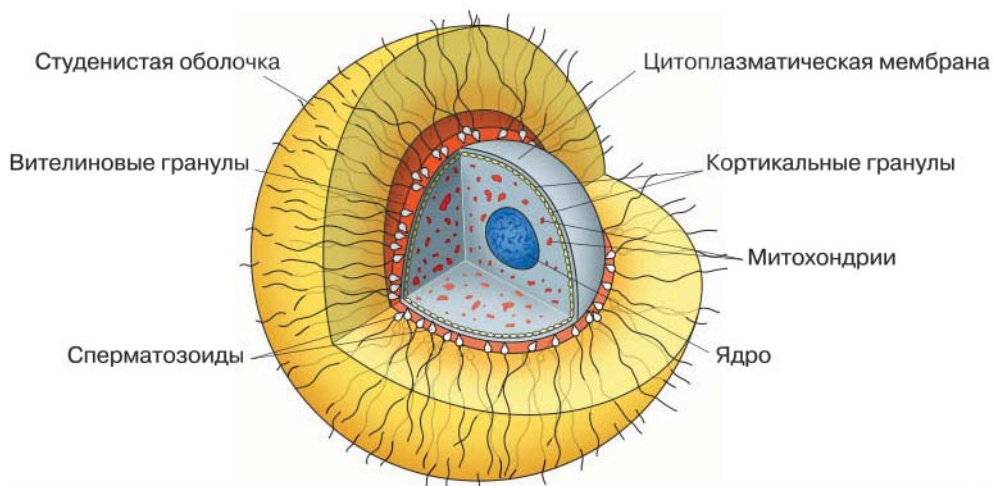


Рис. 6.10. Схема строения яйцеклетки

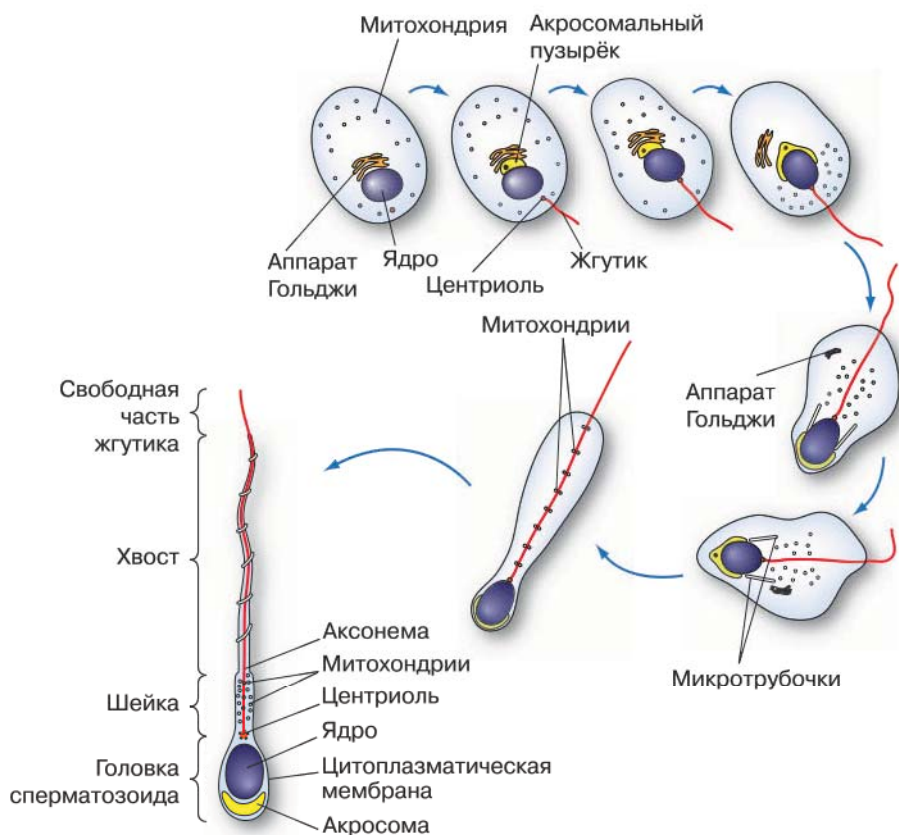


Рис. 6.11. Период формирования при сперматогенезе

вое тельце — акросому, выделяющую ферменты, растворяющие мембрану яйца (рис. 6.11). Ферментный набор акросомы видоспецифичен и, как правило, не может обеспечить проникновение сперматозоида в яйцеклетку представителя другого вида. Митохондрии компактно упаковываются вокруг появившегося жгутика, образуя шейку. Сформированный сперматозоид содержит также центриоль.

Сперматозоиды животных, относящихся к другим классам, могут иметь иные особенности строения в отдельных деталях, однако общий принцип организации у них един. Спермии растительных организмов, как и сперматозоиды у животных, содержат очень мало цитоплазмы.

6.2.2. Осеменение и оплодотворение

Большинству водных животных и организмам, размножение которых неразрывно связано с водной средой, например рыбам и амфибиям, свойственно внешнее осеменение. Эти животные в период размножения выделяют половые продукты — яйцеклетки и сперматозоиды — в воду, где происходит оплодотворение. У животных, обитающих на суше, развиваются наружные половые органы, обеспечивающие перенос семенной жидкости из половых путей самца в половые пути самки, где и наступает внутреннее оплодотворение.

При осеменении всегда выделяется большое количество сперматозоидов. Необходимость избыточного количества сперматозоидов, участвующих в осеменении, заключается в том, что сперма создаёт определённую



Рис. 6.12. Осеменение

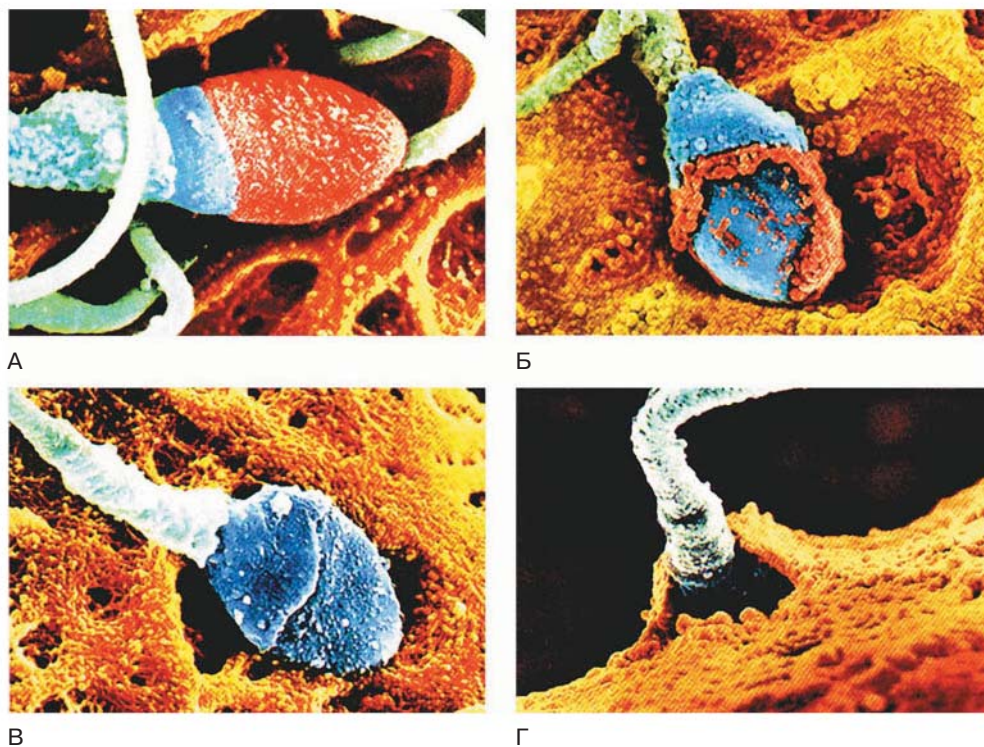


Рис. 6.13. Последовательные стадии (А—Г) проникновения сперматозоида в яйцеклетку

химическую среду, без которой оплодотворение становится невозможным.

Таким образом, *осеменение* можно охарактеризовать как выделение семенной жидкости на кладку яиц или введение её в половые пути самки (рис. 6.12).

Оплодотворение представляет собой процесс слияния сперматозоида с яйцеклеткой, в результате чего возникает первая стадия развития зародыша — стадия *зиготы* (от греч. *zygote* — соединённая в пару). При этом в зиготе восстанавливается характерный для данного вида диплоидный набор хромосом. Для подавляющего большинства организмов характерна моноспермия, т. е. слияние с яйцеклеткой одного сперматозоида. При контакте первого сперматозоида с поверхностью яйцеклетки происходит акросомальная реакция, в результате которой ферменты акросомы локально разрушают оболочки яйца и обеспечивают проникновение его ядра в цитоплазму (рис. 6.13). После входа ядра первого сперматозоида в яйцеклетку запускается целый каскад реакций, приводящий к формированию оболочки оплодотворения (рис. 6.14), препятствующей внедрению в яйцо других сперматозоидов. Очень часто оплодотворение наступает сразу после осеменения. Однако известны случаи, когда между этими событиями проходит

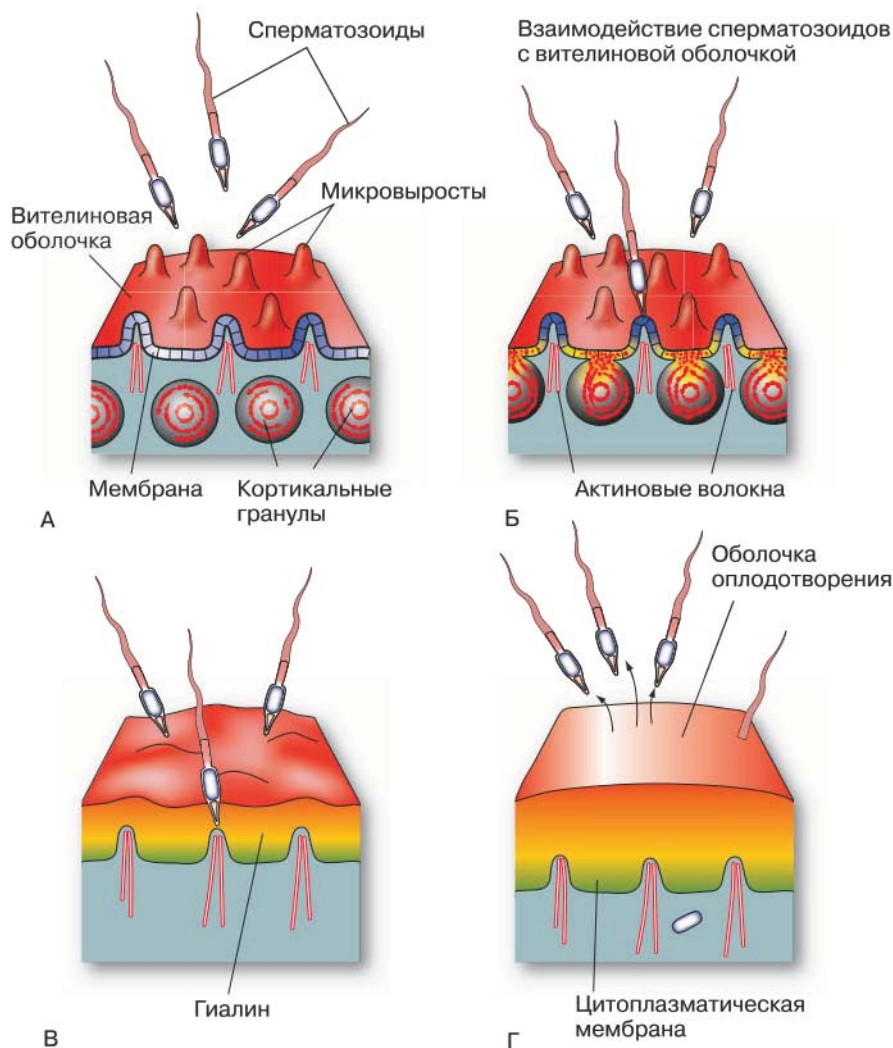


Рис. 6.14. Этапы оплодотворения (А—Г)

значительное время. У летучих мышей при осеннем спаривании яйца не оплодотворяются и сперматозоиды перезимовывают в половых путях самки. Оплодотворение осуществляется весной, когда созревают яйцеклетки. Иногда после оплодотворения развитие зиготы быстро прекращается и возобновляется лишь через несколько месяцев. Это связано с тем, что период деторождения и воспитания молодых животных приурочен, как правило, к наиболее благоприятному сезону — концу весны и началу лета. Поэтому общая длительность беременности у горностая, например, составляет 300—320 суток, у соболя 230—280 суток, хотя действительный период развития этих зверей оказывается менее продолжительным.

Таким образом, половое размножение — это форма самовоспроизведения организмов, при которой увеличение численности особей и генетическая преемственность поколений обеспечиваются половыми клетками — гамет.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Половой процесс впервые в эволюции появился у одноклеточных организмов.
- У многоклеточных организмов половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет.
- Развитие организма из неоплодотворённой яйцеклетки носит название партеногенеза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие периоды выделяют в развитии половых клеток?
- 2 Опишите развитие мужских половых клеток; женских половых клеток.
- 3 Расскажите, как протекает период созревания (мейоз) в процессе сперматогенеза; овогенеза.
- 4 Укажите отличия мейоза от митоза.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Чем половое размножение отличается от бесполого?
- 2 В чём заключается биологический смысл мейоза?
- 3 Почему зрелые половые клетки одного организма несут разные комбинации генов?
- 4 В чём состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполом?

Обзор пройденного материала главы 6

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Выделяют две основные формы размножения организмов — бесполое и половое.

В основе всех форм бесполого размножения лежит митотическое деление клеток. При размножении бесполом путём увеличивается количество генетически однородных особей.

Половое размножение осуществляется при помощи половых клеток — гамет: мужских — сперматозоидов и женских — яйцеклеток.

Главным событием гаметогенеза является период созревания — мейоз, в результате делений которого образуются гаплоидные клетки.

Слияние половых клеток — оплодотворение — приводит к образованию зиготы и ознаменовывает начало развития организма.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Сексолог — медицинская профессия. Сексолог оказывает сексологическую помощь подросткам, взрослым женщинам и мужчинам. Он проводит индивидуальные или семейные консультации по вопросам сексуальных взаимоотношений, подготовки к половой жизни, созданию семьи и т. д.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Какие формы осеменения и оплодотворения вы знаете? В чём заключается биологический смысл бесполого размножения?
2. Что, по вашему мнению, обуславливает партеногенетическое развитие организмов?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

Какое значение для сельскохозяйственного производства имеет способность растений к вегетативному размножению?

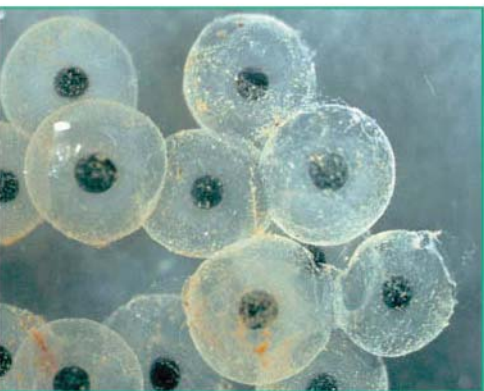
ЗАДАНИЯ

1. Воспроизведите в тетради схемы мейоза и гаметогенеза в целом.
2. Проведите сравнительный анализ процессов, происходящих в митозе и делениях мейоза.

Индивидуальное развитие организмов (онтогенез)

Онтогенез, или индивидуальное развитие организмов, есть краткое и быстрое повторение филогенеза, или исторического развития вида, к которому данная особь относится.

Биогенетический закон



Независимо от способа размножения, начало новому животному или растительному организму даёт одна или несколько клеток, содержащих только наследственные задатки — гены и не обладающих всеми характерными признаками и свойствами целого организма. Развитие заключается в постепенной реализации наследственной информации, полученной от родителей.

Онтогенез одноклеточных организмов, животных-паразитов и растений, в особенности низших и споровых, представляет собой достаточно сложные жизненные циклы, часто со сменой полового и бесполого поколений.

Изучением вопросов, связанных с индивидуальным развитием организмов, занимается биология развития и её раздел *эмбриология* (от греч. *embryo* — в оболочках).



7.1. Краткие исторические сведения

Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Российской академии наук К. М. Бэр. В 1828 г. он опубликовал сочинение «История развития животных», в котором на основе фундаментальных наблюдений над развитием куриного зародыша и зародышами млекопитающих положил начало учению о зародышевых листках и сформулировал

закон зародышевого сходства. Бэр доказал, что человек развивается по единому плану со всеми позвоночными животными.

Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит русским учёным А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову. Современным представлениям о зародышевых листках наука обязана А. О. Ковалевскому, обнаружившему эктодерму, энтодерму и мезодерму у всех групп хордовых. Благодаря работам Мечникова и Ковалевского, а также других учёных второй половины XIX в. установлены принципы развития беспозвоночных и позвоночных животных.

Эволюционная эмбриология, наряду со сравнительной анатомией и палеонтологией, предоставила важнейшие доказательства эволюции животных, выявив историческое родство различных групп животных. Мысли Дарвина, работы Бэра, Ковалевского, Мечникова и других эмбриологов подготовили почву для создания немецкими учёными Ф. Мюллером и Э. Геккелем биогенетического закона, согласно которому онтогенез, т. е. индивидуальное развитие особи, есть краткое повторение филогенеза — исторического развития вида, к которому эта особь относится. В первой половине XX в. вопросами соотношения онто- и филогенеза особенно продуктивно занимался один из крупнейших эволюционных морфологов — академик А. Н. Северцов, разработавший представления об эмбриональной изменчивости.

Теперь на примере некоторых хордовых животных рассмотрим процессы, характерные для онтогенеза, и результаты, к которым ведут различные этапы индивидуального развития. Что же такое онтогенез? *Онтогенезом* или *индивидуальным развитием* называют весь период жизни особи, сопровождающийся закономерной сменой комплексов признаков и свойств организма с момента слияния сперматозоидов с яйцом и образованием зиготы до гибели организма. Онтогенез делится на два периода: 1) эмбриональный — от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек; 2) постэмбриональный — от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Изучением вопросов, связанных с индивидуальным развитием организмов, занимается биология развития и её раздел эмбриология.
- Основателем современной эмбриологии по праву считается академик Российской академии наук К. М. Бэр.
- Заслуга создания эволюционной эмбриологии принадлежит учёным А. О. Ковалевскому и И. И. Мечникову.
- Онтогенезом или индивидуальным развитием называют весь период жизни особи, сопровождающийся закономерной сменой комплексов признаков и свойств организма с момента слияния сперматозоидов с яйцом и образованием зиготы до гибели организма.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что называют индивидуальным развитием организма?
- 2 На какие периоды делится индивидуальное развитие организмов?
- 3 Назовите российских учёных, внёсших большой вклад в эмбриологию.



7.2. Эмбриональный период развития

У большинства многоклеточных животных, независимо от сложности их организации, стадии эмбрионального развития, которые проходит зародыш, едины. В эмбриональном периоде выделяют три основных этапа: дробление и образование бластулы, гастрюляцию (формирование гастрюлы), а также гисто- и органогенез.

7.2.1. Дробление

Развитие организма начинается с одноклеточной стадии. Оплодотворённое яйцо — клетка и в то же время уже организм на самой ранней стадии его развития. В процессе и сразу же после оплодотворения, буквально в течение часа, происходит активация яйцеклетки, до этого времени находящейся как бы в покое. Начинается синтез белков и компонентов внутренних мембран цитоплазмы за счёт иРНК, накопленных в процессе роста. Происходит так называемая сегрегация (от позднелат. *segregatio* — отделение) цитоплазмы. В процессе её наблюдается перемещение, а в ряде случаев расслоение содержимого клетки. Сущность процессов, сопровождающих сегрегацию, заключается в формировании особенностей цитоплазмы, намечающих на химическом уровне план строения организма. При этом определяется спинно-брюшная ось будущего организма и его симметрия.

Ведущим процессом дробления является митотическое деление клеток. В результате многократных делений одноклеточный организм превращается в многоклеточный. Возникшее при оплодотворении путём слияния сперматозоида и яйцеклетки ядро обычно очень скоро, через 1—1,5 часа начинает делиться. Вместе с ним дробится и цитоплазма. Образующиеся клетки, ещё сильно отличающиеся от клеток взрослого организма, называются *бластомерами* (от греч. *blastos* — зародыш, *meros* — часть).

Практически с начала дробления, начиная с 2—16-клеточной стадии развития, начинается экспрессия генов, обеспечивающих общеклеточные функции. При делении бластомеров размеры их не увеличиваются, поэтому процесс носит название дробления. Вдавления цитоплазмы, образующиеся при делении клетки на две, получили название борозд дробления. Разделяя содержимое клетки, они не приводят к перемещению и перемешиванию цитоплазмы. Это очень важное обстоятельство, так как закономерное распределение регуляторов активности генов, возникшее во время роста овоцита и окончательно закреплённое при овоплазматической сегрегации,

Полное и равномерное дробление

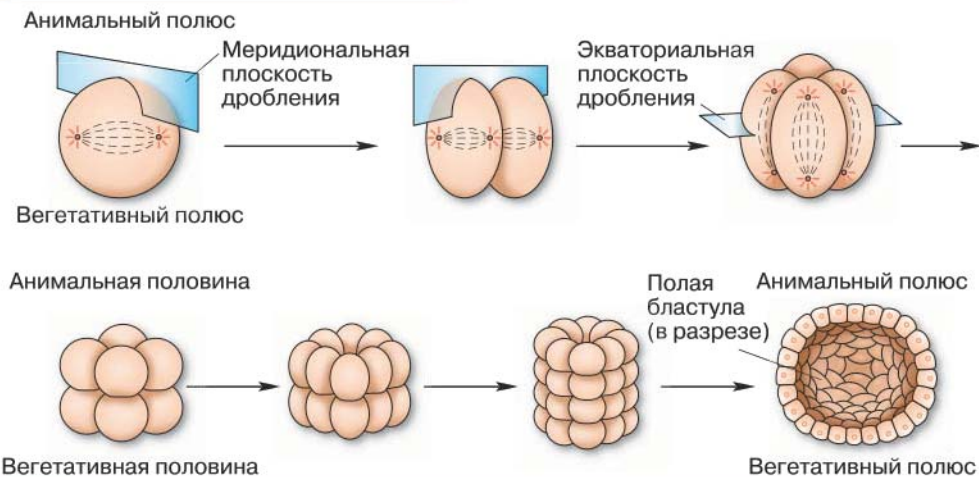


Рис. 7.1. Схема дробления яйца ланцетника

не нарушается. Вследствие этого различные факторы экспрессии генов оказываются в разных бластомерах. В период дробления накапливается клеточный материал для дальнейшего развития.

Рассмотрим, как протекает дробление у наиболее просто устроенного хордового животного — ланцетника (рис. 7.1).

Первая борозда дробления проходит в меридиональной плоскости, соединяющей оба полюса — вегетативный и анимальный, и делит зиготу на две одинаковые клетки. Это стадия двух бластомеров. Вторая борозда также меридиональна, но перпендикулярна первой. Она разделяет оба бластомера, возникших в результате первого деления, надвое — образуются четыре сходных бластомера. Следующая, третья борозда дробления — широтная. Она протекает несколько выше экватора и делит все четыре бластомера сразу на восемь клеток. В дальнейшем борозды дробления чередуются: вслед за широтными идут меридиональные, затем вновь широтные и т. д. По мере увеличения числа клеток деление их становится неодновременным — асинхронным. Бластомеры всё дальше и дальше отходят от центра зародыша, образуя полость. В конце дробления зародыш принимает форму пузырька со стенкой, образованной одним слоем клеток, тесно прилегающих друг к другу. Внутренняя полость зародыша, первоначально сообщавшаяся с внешней средой через щели между бластомерами, в результате их плотного смыкания становится совершенно изолированной. Эта полость носит название первичной полости тела — *бластоцеля*. Завершается дробление образованием однослойного многоклеточного зародыша — *бластулы*.

В яйцеклетке лягушки желтка больше, чем у ланцетника, и он сосредоточен в основном у вегетативного полюса. Это отражается на характере дробления зиготы (рис. 7.2). Оно полное, но неравномерное. Первые две мери-

Полное и неравномерное дробление

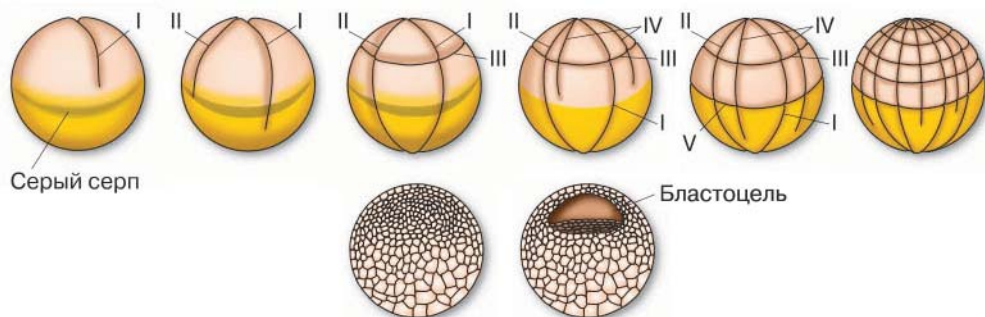


Рис. 7.2. Схема дробления яйца лягушки

диональные борозды делят яйцо на четыре одинаковых blastomeres. Третья, широтная, борозда сильно смещена в сторону анимального полюса, где желтка меньше. Вследствие этого размеры образовавшихся blastomeres резко различаются. В результате продолжающегося дробления клетки, менее нагруженные желтком, делятся чаще и имеют меньшие размеры, нежели blastomeres, содержащие основную массу желтка.

Дробление у земноводных завершается образованием зародыша, несколько отличающегося от blastuлы ланцетника. Стенка blastuлы амфибии также однослойна, но этот слой, называемый *бластодермой* (от греч. *blastos* — зародыш и *derma* — кожа), состоит из нескольких рядов неспециализированных клеток. Первичная полость тела невелика и смещена к полюсу, клетки которого содержат мало желтка, — анимальному полюсу.

Иначе протекает период дробления у птиц (рис. 7.3). Дробится лишь свободная от желтка цитоплазма, содержащая ядра и составляющая не более 1% от общего объема яйцеклетки. Если присмотреться к яйцу курицы, на одном из его полюсов непосредственно на желтке можно увидеть маленькое белёсое пятнышко — *зародышевый диск*.

При дроблении у животных общий объем blastomeres на стадии blastuлы не превышает объема зиготы. Митотическое деление зиготы и blastomeres не сопровождается ростом образовавшихся клеток до объема материнской, и размеры blastomeres в результате последовательных делений уменьшаются. Эта особенность митотического деления blastomeres наблюдается при развитии оплодотворённых яиц у всех животных.

Для дробления характерны и другие черты, свойственные всем видам животных. Например, все клетки в blastuле имеют диплоидный набор хромосом, одинаковы по строению и отличаются друг от друга главным образом по количеству содержащегося в них желтка. Поскольку на этапе дробления специальная, обуславливающая дифференцировку клеток, наследственная информация не используется, они, оставаясь недифференцированными, сохраняют тотипотентность, т. е. способны к специализации в любом направлении. Однако понятие тотипотентности относится не к са-

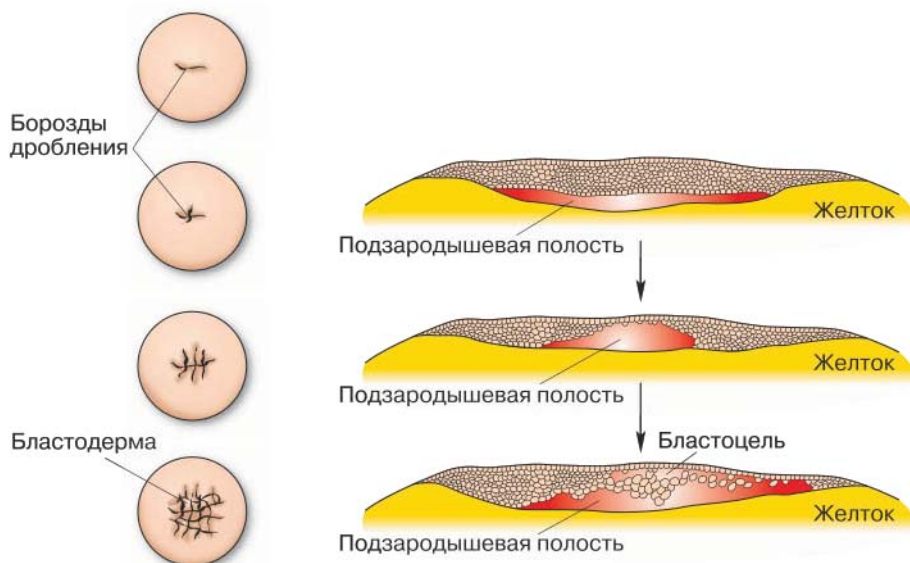


Рис. 7.3. Схема дробления яйца птицы

мим blastomeres, а к их ядрам, так как химический состав цитоплазмы различных клеток не идентичен. Эти и ряд других различий в организации цитоплазмы яйца создают основу для дифференцировки клеток, вследствие которой из разных клеток бластулы образуются те или иные органы и ткани.

Тотипотентность ядер клеток бластулы ярко иллюстрирует опыты по клонированию — созданию генетически идентичных организмов. Если в неоплодотворенную яйцеклетку пересадить ядро любого blastomere, предварительно удалив или разрушив ультрафиолетом её собственное ядро, то такая яйцеклетка, стимулированная к развитию, даёт начало полноценному организму. При этом черты организации животного будут сходны с признаками представителя породы, послужившего донором ядра.

Другой особенностью дробления является чрезвычайно короткий митотический цикл blastomeres по сравнению с клетками взрослого организма. Во время очень короткой интерфазы происходит только удвоение ДНК.

7.2.2. Гастрюляция

Бластула, состоящая, как правило, из значительного числа blastomeres (например, у ланцетника из 3000 клеток), в процессе развития переходит в новую стадию, называемую *гастроулой* (от греч. *gaster* — желудок). Зародыш на этом этапе состоит из явно разделённых пластов клеток, называемых *зародышевыми листками*, — наружного, или *эктодермы* (от греч. *ectos* — находящийся снаружи), и внутреннего, или *энтодермы* (от греч. *entos* — находящийся внутри). Совокупность процессов, приводящих к образованию гастроулы, называется *гастроуляцией*.

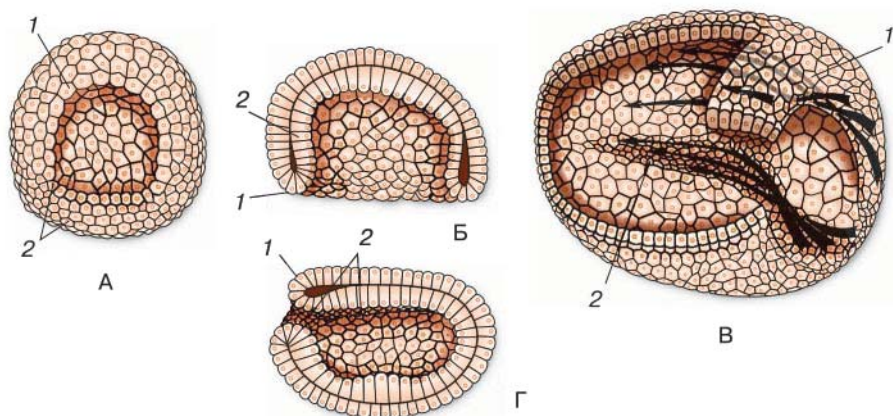


Рис. 7.4. Схема гастрюляции у ланцетника: А — ранняя гастрюла; Б — ранняя гастрюла в разрезе; В — направления движения клеточных масс при гастрюляции; Г — поздняя гастрюла в разрезе; 1 — эктодерма; 2 — энтодерма

У ланцетника гастрюляция осуществляется путём впячивания части стенки бластулы в первичную полость тела (рис. 7.4). Грубой моделью процесса гастрюляции может быть опыт с проколотым детским мячом. Всем известны детские двухцветные резиновые мячи, разделённые по экватору полосой. Если мяч сложить таким образом, чтобы образовался колпачок, или чаша, краем которой будет полоса, образующая вход в пищеварительную (гастральную) полость — первичный рот, или бластопор, то получится упрощённая модель гастрюлы ланцетника. В этом случае роль эктодермы будет выполнять поверхность, окрашенная одним цветом, а энтодермы — другим.

У многоклеточных животных, кроме кишечнополостных, параллельно с гастрюляцией или, как у ланцетника, вслед за ней возникает и третий зародышевый листок — *мезодерма* (от греч. *mesos* — находящийся посередине), который представляет собой совокупность клеточных элементов, расположенных между экто- и энтодермой в первичной полости тела. Вследствие появления мезодермы зародыш становится трёхслойным.

Таким образом, механизм процесса гастрюляции заключается в перемещении клеточных масс. Клетки зародыша практически не делятся и не растут. Однако на этой стадии начинается использование генетической информации клеток зародыша, появляются первые признаки дифференцировки.

Дифференцировка, или дифференцирование, — это процесс возникновения и нарастания структурных и функциональных различий между отдельными клетками и частями зародыша. С морфологической точки зрения дифференцировка выражается в образовании нескольких сотен типов клеток специфического строения, отличающихся друг от друга. С биохимической точки зрения специализация клеток заключается в синтезе определённых белков, свойственных только данному типу клеток. В коже, в клетках эпителия, синтезируется кератин, в эритроцитах — гемоглобин и т. д. Биохимическая специализация клеток обеспечивается дифференциальной активностью генов,

т. е. в клетках разных зародышевых листков — зачатков определённых органов и систем — начинают функционировать разные группы генов.

При дальнейшей дифференцировке клеток зародышевых листков из эктодермы образуются нервная система, эпителий кожи, эмаль зубов и т. д., из энтодермы — эпителий средней кишки, пищеварительные железы, эпителий жабр и лёгких; мезодерма даёт начало мышечным и соединительным тканям, кровеносной системе, почкам, половым железам и др.

У разных видов животных одни и те же зародышевые листки дают начало одним и тем же органам и тканям. Это означает, что они гомологичны. *Гомология зародышевых листков подавляющего большинства животных — одно из доказательств единства животного мира.*

7.2.3. Гисто- и органогенез

После завершения гастрюляции у зародыша образуется комплекс осевых органов — нервная трубка, хорда, кишечная трубка. У ланцетника осевые органы формируются следующим образом (рис. 7.5). Эктодерма спинной стороны прогибается по средней линии, превращаясь в желобок, а эктодерма, расположенная справа и слева от него, начинает нарастать на его края. Желобок — зачаток нервной системы — погружается под эктодерму, и края его смыкаются. Образуется нервная трубка. Вся остальная эктодерма — зачаток кожного эпителия. На этой стадии зародыш носит название *нейрулы*.

Спинная часть энтодермы, располагающаяся непосредственно под нервным зачатком, обособляется от остальной энтодермы и сворачивается в плотный тяж — хорду. Из оставшейся части энтодермы развивается мезодерма и эпителий пищеварительного канала. Дальнейшая дифференцировка клеток зародыша приводит к возникновению многочисленных производных зародышевых листков — органов и тканей как самого зародыша, так и внезародышевых органов у первично-наземных животных — амниот (рептилий, птиц и млекопитающих) (рис. 7.6).

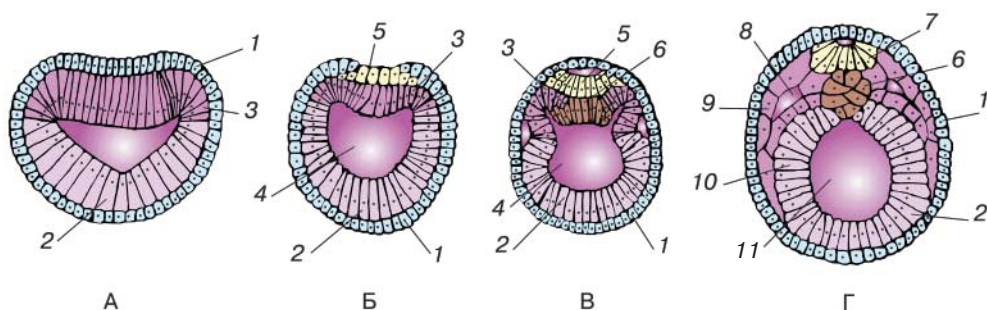


Рис. 7.5. Образование комплекса осевых органов у ланцетника: А — гастрюла (поперечный разрез); Б, В — формирование нервной трубки; В, Г — образование хорды, кишечной трубки и третьего зародышевого листка — мезодермы; 1 — эктодерма; 2 — энтодерма; 3 — зачаток мезодермы; 4 — полость гастрюлы (гастроцель); 5 — нервная пластинка; 6 — хорда; 7 — нервная трубка; 8 — вторичная полость тела (целом); 9 — мезодерма; 10 — кишечная трубка; 11 — полость кишки

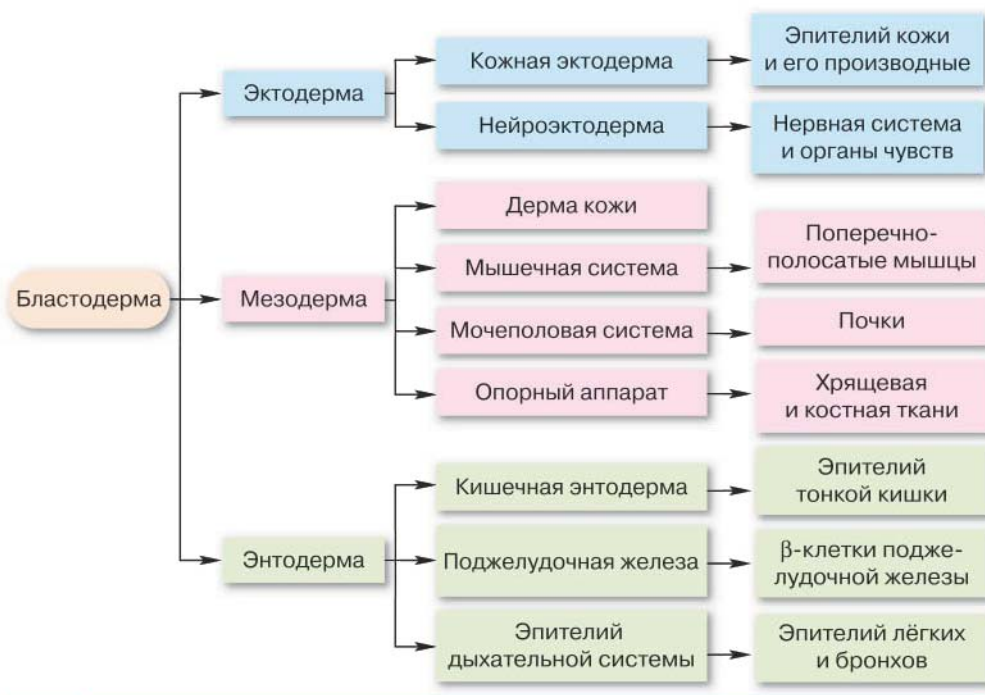


Рис. 7.6. Гисто- и органогенез у ланцетника

7.2.4. Регуляция эмбрионального развития

Как мы уже рассмотрели выше, материальные основы для регуляторных процессов, создающих из организма не бесформенную массу клеток, а хорошо согласованную систему органов и тканей, закладываются ещё в овогенезе.

Благодаря неоднородности цитоплазмы по содержанию регуляторных агентов, а также неперемешиваемости цитоплазмы в процессе дробления, иРНК, обуславливающие синтез активаторов и ингибиторов активности генов и временно инактивированные регуляторные белки, оказываются в разных клетках зародыша. В конце периода дробления и на стадии ранней гаструлы неодинаковые регуляторы в разных клетках зародыша экспрессируют различные группы генов, определяя тем самым начальные признаки дифференцировки клеток в различных направлениях. Гены «первичной дифференцировки» клеток, обуславливающие путь развития клетки и её потомков, определяющих оси симметрии организма, в свою очередь, активируют гены следующих этапов развития: гены сегментации и др.

В настоящее время большое значение в определении морфогенетических процессов развивающегося зародыша придают гомеозисным генам, регулирующим развитие анатомических особенностей сегментов тела (рис. 7.7). Первоначально открытые у дрозофилы, эти гены впоследствии были обнаружены практически у всех живых организмов. Их смысловая часть определяет структуру белка, получившего название *гомеодомен*. Учё-

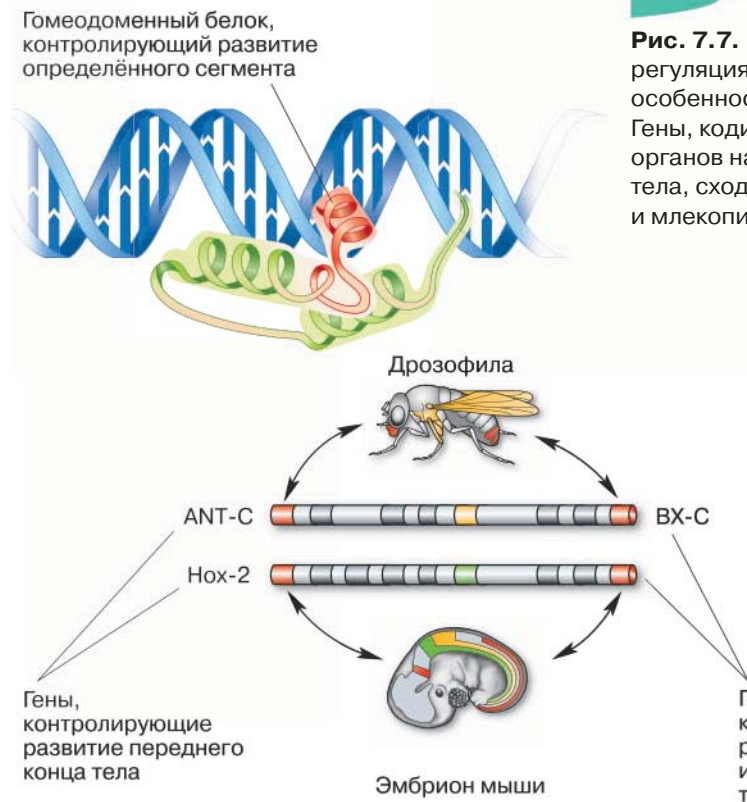


Рис. 7.7. Гомеодоменная регуляция анатомических особенностей сегментов тела. Гены, кодирующие развитие органов на передне-задней оси тела, сходны у членистоногих и млекопитающих

ные доказали, что различные гомеодомены имеют специфическое сродство к определённым участкам ДНК. Активирующая транскрипцию функция гомеодоменов может быть модифицирована их взаимодействием с другими регуляторными белковыми молекулами.

Эмбриональная индукция. Наблюдения за оплодотворённой яйцеклеткой лягушки позволили проследить путь развития клеток, входящих в состав того или иного участка зародыша. Оказалось, что строго определённые клетки, занимающие соответствующее место в бластуле, дают начало строго определённым зачаткам органов. Удалось выяснить, какие группы клеток зародыша дают начало нервной трубке, хорде, мезодерме, кожному эпителию. А вот культивирование клеток зародыша вне организма (*in vitro*) не приводит к формированию типичных тканевых структур, которые могли бы образоваться из этих клеток. Чем же вызывается преобразование тех или иных клеток зародыша в конкретные ткани или органы?

Достижение эмбриональными закладками — тканями достаточной клеточной массы, зрелости, определяющей возможность синтеза регуляторных молекул, и компетентности для восприятия регуляторных стимулов обуславливает следующий этап эмбриональной регуляции путём индукции.

Явление эмбриональной индукции было открыто в 20-х гг. XX в. немецким эмбриологом Г. Шпеманом. На стадии ранней гаструлы он вырезал зачаток хорды вместе с участком зачатка мезодермы у одного зародыша амфибий и пересадил его другому зародышу под эктодерму, из которой должна была развиваться кожа (рис. 7.8). В месте контакта пересаженного участка с эктодермой из зачатка кожного эпителия у второго зародыша возникла дополнительная нервная трубка, а из чужого зачатка — трансплантата — развивалась хорда и мезодерма. Все дополнительные структуры образуются помимо аналогичных нормально развивающихся образований зародыша. Такое влияние одного зачатка на другой, при котором первый — индуктор, определяет направление развития второго — компетентного, получило название *эмбриональной индукции*.

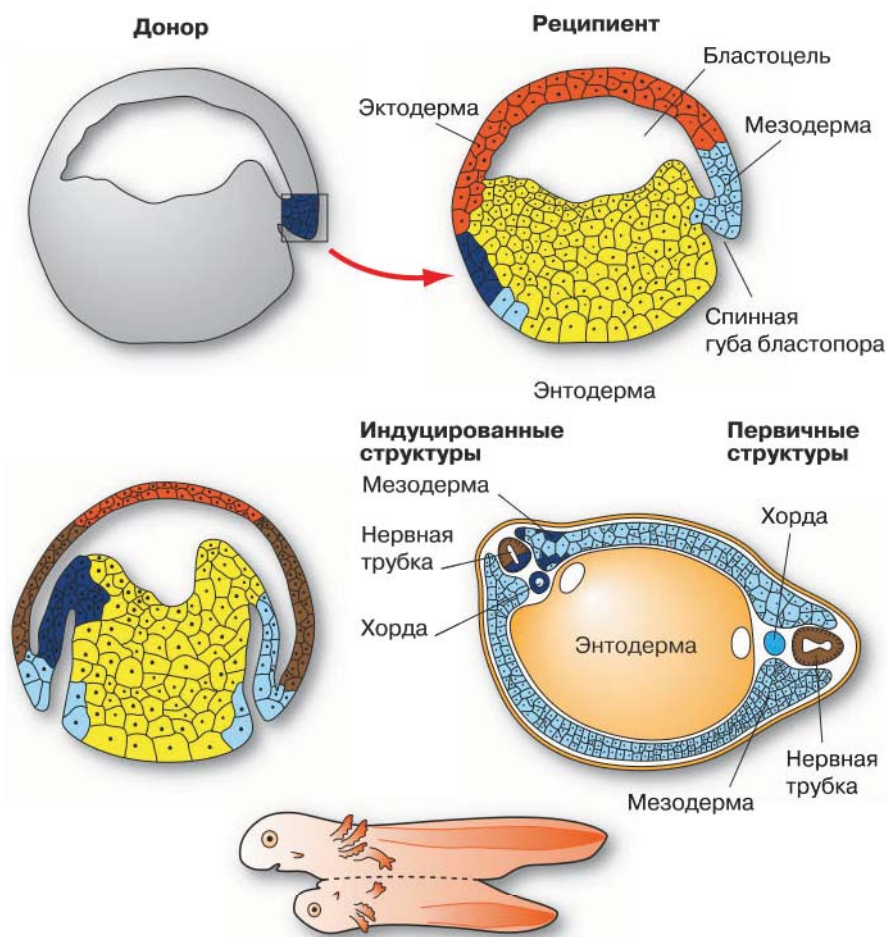


Рис. 7.8. Эмбриональная индукция. Схема опыта Г. Шпемана по пересадке зачатка хорды

Насколько важную роль играет эмбриональная индукция в развитии, показывает следующий опыт. Если на стадии ранней гаструлы полностью удалить зачаток хорды, то нервная трубка совсем не развивается. Эктодерма на спинной стороне зародыша, из которой в норме образуется нервная трубка, дифференцируется в кожный эпителий, и такой зародыш погибает.

При дальнейшем изучении развития зародышей оказалось, что зачаток хорды не только представляет собой индуктор нервной трубки, но и сам для своей дифференцировки нуждается в индуцирующем воздействии со стороны зачатка нервной системы. Во время эмбрионального развития имеет место не односторонняя индукция, а взаимодействие частей зародыша.

Современный этап изучения молекулярных механизмов эмбриональной индукции начался во второй половине 80-х гг. XX в., когда, благодаря развитию молекулярной биологии, учёным удалось связать индукционные процессы и дифференцировку клеток с активацией или подавлением работы определённых генов. Некоторые белки, синтезированные в результате экспрессии отдельных генов, оказались способными регулировать активность других генов, формируя в развитии целые каскады генетических программ, активизирующих или репрессирующих друг друга.

Иллюстрировать каскадный характер процессов эмбриональной индукции можно на примере развития глаза (рис. 7.9) или печени (рис. 7.10) у позвоночных животных. Выrost второго мозгового пузыря — глазной бокал является и индуктором по отношению к прилегающей эктодерме, являющейся на этом этапе компетентной тканью. Результатом индуктивного воздей-

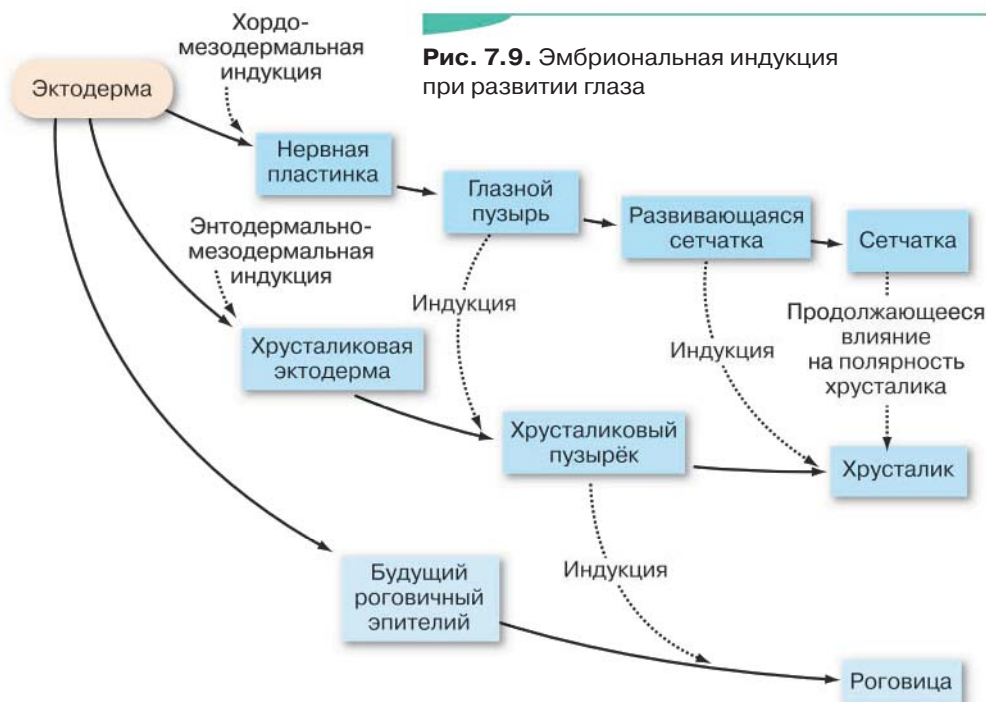




Рис. 7.10. Эмбриональная индукция при развитии печени

ствия является дифференцировка кожного эпителия в хрусталик, погружающийся внутрь тела. На следующем этапе уже формирующийся хрусталик выступает как индуктор по отношению к следующей порции эктодермального эпителия, направляя его развитие на образование роговицы.

Таким образом, эмбриональная индукция сопровождает весь процесс эмбриогенеза, причём практически каждый зачаток влияет на другой, определяя путь его развития, и сам подвергается индуцирующему воздействию.

В самом скором времени к регуляции эмбрионального развития присоединяются формирующиеся нервная и эндокринная системы.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- С момента образования зиготы и до выхода из яйцевых оболочек или рождения продолжается зародышевый период.
- В эмбриональном периоде происходит увеличение числа клеток, а затем и их дифференцировка.
- Специализация клеток зародыша приводит к появлению первых тканей и органов.
- В процессе эмбрионального развития ткани зародыша оказывают влияние друг на друга.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое эмбриональное развитие животных?
- 2 Назовите стадии эмбрионального развития многоклеточных животных.
- 3 Охарактеризуйте период дробления.
- 4 Чем дробление отличается от митотического деления клеток взрослых животных?
- 5 Как образуется двуслойный зародыш?
- 6 Какие зародышевые листки образуются в ходе эмбрионального развития?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Что собой представляет и в чём выражается дифференцировка клеток в процессе эмбрионального развития?
- 2 Что такое эмбриональная индукция? Как можно доказать, что зачаток одного органа влияет на другой и определяет направление его развития?
- 3 О чём свидетельствует гомология зародышевых листков?

7.3. Постэмбриональный период развития

В момент рождения или выхода организма из яйцевых оболочек заканчивается эмбриональный период развития. Постэмбриональное развитие может быть прямым или сопровождаться превращением — *метаморфозом* (от греч. *methamorphosis* — превращение).

При **прямом развитии** из яйцевых оболочек или из тела матери выходит организм небольших размеров, но в нём заложены все основные органы, свойственные взрослому животному. Это характерно для пресмыкающихся, птиц, млекопитающих.

С биологических позиций постэмбриональное развитие можно подразделить на три этапа.

Первый этап — дорепродуктивный, когда самовоспроизведение невозможно. Происходит интенсивный рост организма, становление его ритмической организации и физиологической активности. Идёт активное и интеллектуальное развитие, обучение способам добычи пищи и защиты от врагов. Активно развиваются эндокринная, нервная системы и др.

Завершается дорепродуктивный этап развития половым созреванием. Начинают полноценно функционировать половые железы, первичные половые клетки приступают к дальнейшему развитию, образуются зрелые гаметы. У многих животных появляются вторичные половые признаки, формируются стандарты полового поведения.

Следующий, репродуктивный период характеризуется завершением роста, расцветом физических и других возможностей организма. Идёт активное самовоспроизведение. У большинства видов организмов оно тесно сопряжено с определённым сезоном года, как правило предшествующим наиболее благоприятному с точки зрения пищевых ресурсов периоду. Так, например, хищные млекопитающие, грызуны и копытные средней полосы производят потомство в конце зимы — начале весны. Клесты же, питающиеся семенами голосеменных растений, выводят птенцов в середине зимы. В обоих случаях молодь в наибольшей степени обеспечена пищей.

Завершается репродуктивный период *климаксом* (от лат. *climax* — лестница; увядание). Образование гамет становится нерегулярным и затухает. Снижаются также и физические возможности особи.

Пострепродуктивный период в дикой природе, как правило, непродолжителен. Связано это с тем, что ослабленная физически особь в условиях жёсткой конкуренции не способна длительное время обеспечивать себя пищей, эффективно противостоять врагам или, в случае с хищниками, неблагоприятным условиям окружающей среды и вскоре погибает.

Благодаря деятельности человека (создание заповедников, заказников, подкормка диких животных и т. д.) существенно увеличивается продолжительность жизни отдельных представителей многих видов диких животных.

При **непрямом постэмбриональном развитии** из яйца выходит личинка, обычно устроенная проще взрослого животного, но имеющая специальные личиночные органы, отсутствующие во взрослом состоянии. Личинка питается, растёт, и со временем эти органы заменяются органами, свойственными взрослым животным. В этом и состоит суть метаморфоза.

Различают не прямое постэмбриональное развитие с неполным и полным метаморфозом. Разберём несколько примеров *непрямого постэмбрионального развития с неполным превращением*. У асцидий (тип Хордовые, подтип Личиночно-хордовые) образуется личинка, обладающая всеми основными признаками хордовых животных — хордой, нервной трубкой, жаберными щелями в глотке (рис. 7.11). Личинка свободно плавает, затем прикрепляется к какой-либо твёрдой поверхности на дне моря и совершает метаморфоз: хвост исчезает, хорда, мышцы, нервная трубка распадаются на отдельные клетки, большая часть которых фагоцитируется. От нервной си-

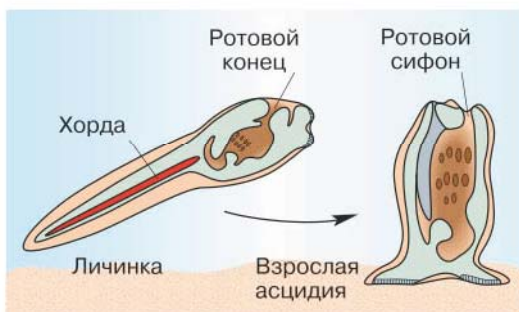


Рис. 7.11. Метаморфоз у асцидии сопровождается упрощением организации взрослого организма

стемы личинки остаётся лишь группа клеток, дающая начало нервному узлу. Строение тела взрослой асцидии, ведущей прикреплённый образ жизни, несколько не напоминает обычные черты организации хордовых животных. Только знание особенностей онтогенеза позволяет определить систематическое положение асцидий. Строение личинки указывает на происхождение их от хордовых животных, которые вели свободный образ жизни. В процессе метаморфоза асцидии переходят к сидячему образу жизни, в связи с чем упрощается их организация.

Личиночная форма амфибий — головастики, для которого характерны жаберные щели, боковая линия, двухкамерное сердце, один круг кровообращения. В процессе метаморфоза, происходящего под влиянием гормона щитовидной железы, рассасывается хвост, появляются конечности, исчезает боковая линия, развиваются лёгкие и второй круг кровообращения (рис. 7.12). Ряд черт строения головастика и рыб (боковая линия, строение сердца и кровеносной системы, жаберные щели) схожи. Следовательно, при неполном метаморфозе замена личиночных органов на структуры, свойственные взрослым животным, происходит без прекращения активного питания и перемещения в среде обитания. После завершения неполного метаморфоза образуется небольшой организм, имеющий черты взрослого

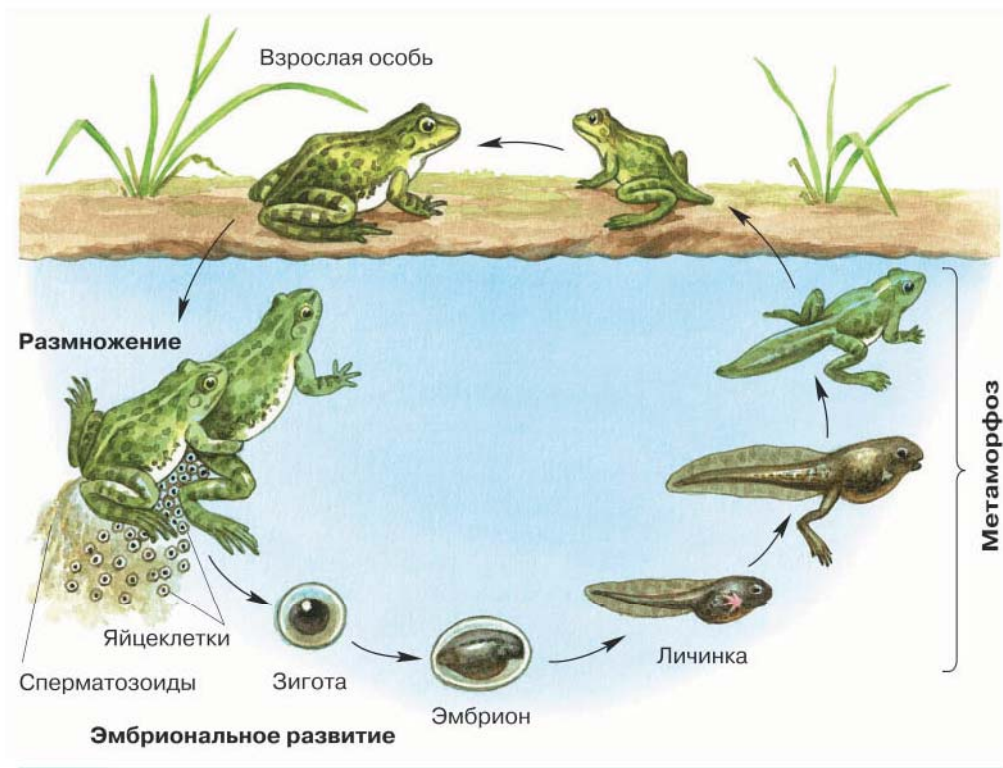


Рис. 7.12. Жизненный цикл лягушки (справа — метаморфоз)



А



Б



В



Г

Рис. 7.13. Стадии метаморфоза у жука-плавунца:

А — личинка; Б, В — куколка; Г — взрослая особь

животного. Однако проходит некоторое время (у лягушек — 2—3 года), прежде чем особь становится способна к размножению.

Примером *непрямого постэмбрионального развития с полным метаморфозом* может служить развитие насекомых (рис. 7.13). Гусеницы бабочек резко отличаются по строению, образу жизни и среде обитания от взрослых организмов. Как и в описанных выше случаях, личинка сама питается и растёт, накапливая клеточный материал для дальнейших превращений. Однако сам метаморфоз осуществляется на стадии куколки, при этом активное передвижение в среде и питание особи прекращаются. Из куколки выходит полноценная половозрелая форма — имаго, способная к активному размножению.

Таким образом, метаморфоз связан с переменой образа жизни, среды обитания и источников питания. Кроме того, свободноживущие личинки прикреплённых или паразитических животных играют важную роль в расселении вида. Смена образа жизни или среды обитания в процессе индивидуального развития в результате того, что личиночные формы некоторых животных живут в иных условиях и имеют другие источники питания, чем взрослые особи, снижает интенсивность борьбы за существование внутри вида.

Таблица 7.1

Зависимость продолжительности жизни от длительности периода беременности и достижения половой зрелости у млекопитающих

Вид	Максимальная продолжительность жизни, мес.	Длительность беременности, мес.	Возраст наступления половой зрелости, мес.
Человек	1380	9	144
Индийский слон	840	21	156
Шимпанзе	534	8	120
Домашняя собака	408	2	7
Крупный рогатый скот	360	9	6
Кошка	336	2	12
Свинья	324	4	4
Овца	240	5	7
Морская свинка	90	2	2
Кролик домашний	65	0,7	2
Мышь	42	0,7	1,5

Постэмбриональный период развития имеет разную продолжительность. Например, личинки подёнок живут 2—3 года, а их имаго — от 2—3 часов до 2—3 дней, в зависимости от видовой принадлежности. В большинстве же случаев постэмбриональный период более продолжителен.

У млекопитающих и человека наблюдается известная зависимость продолжительности жизни от длительности полового созревания и беременности (табл. 7.1). Обычно продолжительность жизни превышает дорепродуктивный период онтогенеза в 5—8 раз.

Постэмбриональное развитие, так же как и эмбриогенез, сопровождается ростом. Различают неопределённый рост, продолжающийся в течение всей жизни, и определённый, ограниченный каким-то сроком. Неопределённый рост наблюдается у древесных форм растений, некоторых моллюсков, из позвоночных — у рыб, крыс. Однако их размеры ограничиваются продолжительностью жизни организмов данного вида.

У многих животных рост прекращается вскоре после достижения полового созревания. У человека рост заканчивается к 20—25 годам. В старческом же периоде происходит некоторое уменьшение размеров тела, изменяется характер деятельности эндокринных желёз, прекращается гаметогенез и ослабевают физиологические функции.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Постэмбриональное развитие в основном сводится к росту, половому созреванию и репродукции.
- У многих просто устроенных животных стадии активного размножения предшествует личиночная стадия, завершающаяся метаморфозом.
- Постэмбриональное развитие можно разделить на три периода: дорепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный.
- Дорепродуктивный период у высокоорганизованных позвоночных сводится к интенсивному росту и половому созреванию.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какое развитие называют постэмбриональным?
- 2 Что такое прямое постэмбриональное развитие; непрямое постэмбриональное развитие?
- 3 Приведите примеры строения личинок, свойственные предкам этих животных.
- 4 Что такое неопределённый рост; определённый рост? Приведите примеры.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 В чём заключается биологическое значение личиночной стадии развития?
- 2 Приведите примеры различий в среде обитания и объектах питания у взрослых особей и их личинок.



7.4. Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков. Биогенетический закон

Все многоклеточные организмы развиваются из оплодотворённого яйца. Развитие зародышей у животных, относящихся к одному типу, во многом сходно. У всех хордовых животных в эмбриональном периоде закладывается осевой скелет — хорда, возникает нервная трубка, в переднем отделе глотки образуются жаберные щели. План строения хордовых животных также одинаков. На ранних стадиях развития зародыши позвоночных очень похожи (рис. 7.14). Эти факты подтверждают справедливость сформулированного К. Бэрм закона зародышевого сходства: «Эмбрионы обна-

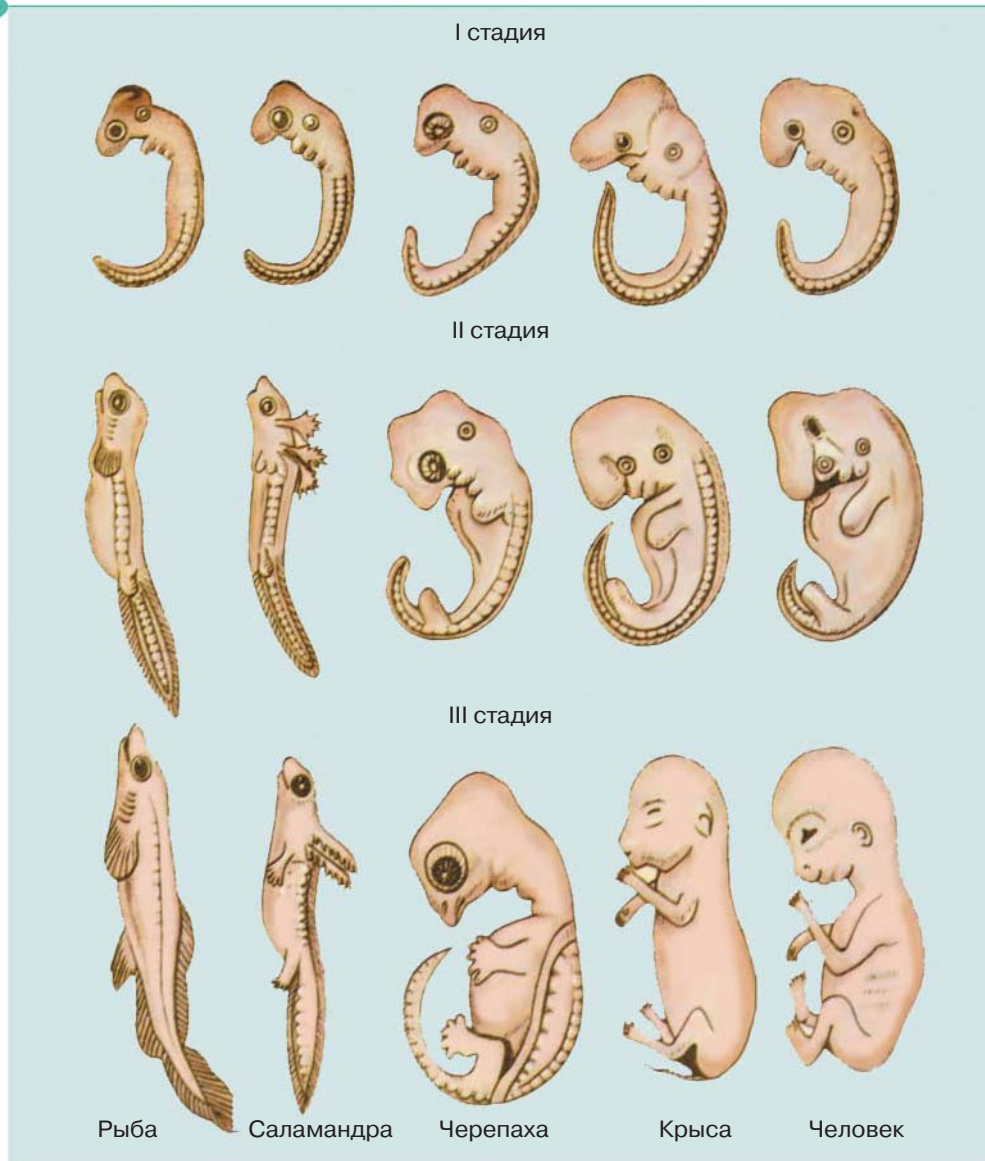


Рис. 7.14. Сходство эмбрионов у зародышей позвоночных животных

руживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа». Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения. В дальнейшем в строении зародышей проявляются признаки класса, рода, вида и, наконец, признаки, характерные для данной особи. Расхождение признаков зародышей в процессе развития называют *эмбриональной дивергенцией* и объясняют исто-

рией развития данного вида, отражающей эволюцию той или иной систематической группы животных.

Большое сходство зародышей на ранних стадиях развития и появление различий на более поздних имеют своё объяснение. Изменчивости подвержены все стадии развития. Мутационный процесс затрагивает гены, обуславливающие особенности строения и обмена веществ у самых молодых эмбрионов. Но возникающие у ранних эмбрионов структуры (древние признаки, свойственные далёким предкам) играют весьма важную роль в процессах дальнейшего развития. Как указано выше, зачаток хорды индуцирует образование нервной трубки, и его утрата приводит к прекращению развития. Примеры функциональной важности структур, образующихся на ранних стадиях, многочисленны. Поэтому изменения на ранних стадиях обычно приводят к недоразвитию и гибели, а изменения на поздних стадиях, затрагивая менее значительные признаки, могут быть благоприятны для организма и в таких случаях подхватываются естественным отбором.

Появление в эмбриональном периоде развития современных животных признаков, свойственных далёким предкам, отражает эволюционные преобразования в строении органов.

В своём развитии организм проходит одноклеточную стадию (стадия зиготы), что может рассматриваться как повторение филогенетической стадии первобытной амёбы. У всех позвоночных, включая высших их представителей, закладывается хорда, которая далее замещается позвоночником, а у их предков, если судить по ланцетнику, хорда оставалась на всю жизнь. В ходе эмбрионального развития птиц и млекопитающих, включая человека, у организма появляются жаберные щели в глотке и соответствующие им перегородки (рис. 7.15). Факт закладки жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышащих жабрами. Строение сердца человеческого зародыша в ранний период формирования напоминает строение этого органа у рыб — имеет одно предсердие и один желудочек. Этапы развития сердца у зародыша человека показаны на рис. 7.16. У беззубых китов в эмбриональном периоде появляются зубы. Зубы эти не прорезываются, они разрушаются и рассасываются.

Приведённые и многие другие примеры указывают на глубокую связь между индивидуальным развитием организмов и их историческим развитием. Эта связь нашла своё выражение в *биогенетическом законе*, сформулированном Ф. Мюллером и Э. Геккелем в XIX в.: «*Онтогенез*



Рис. 7.15. Электронная микрофотография зародыша человека

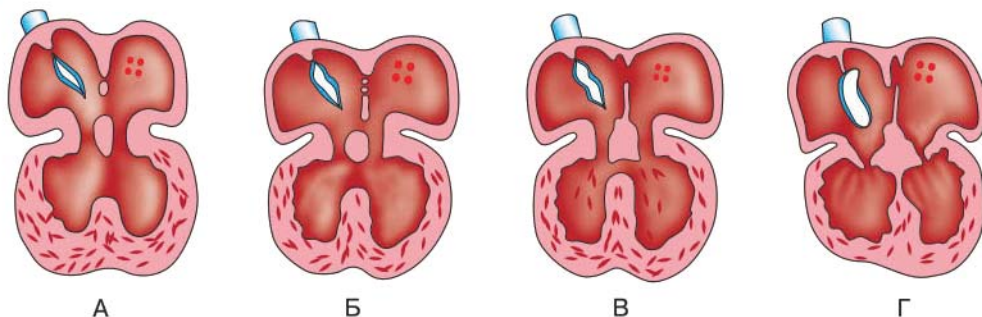


Рис. 7.16. Этапы развития сердца у зародыша человека (А—Г)

(индивидуальное развитие) каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза (исторического развития) вида, к которому эта особь относится».

Большой вклад в развитие биогенетического закона внёс российский учёный, академик А. Н. Северцов. Им было установлено, что в индивидуальном развитии животных повторяются признаки не взрослых предков, а их зародышей. Филогенез рассматривается теперь как исторический ряд отобранных естественным отбором онтогенезов.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- К. Бэр сформулировал закон зародышевого сходства: «Зародыши проявляют известное общее сходство в пределах типа».
- На различных этапах эмбрионального развития возможно появление новых признаков.
- Изменения у зародышей могут носить характер перестройки, надстройки или полной замены предкового признака.
- Ф. Мюллер и Э. Геккель сформулировали биогенетический закон: «Онтогенез каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза вида, к которому эта особь относится».

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Приведите примеры сходства черт строения у зародышей разных классов позвоночных животных.
- 2 Что такое эмбриональная дивергенция?
- 3 Дайте объяснение возникновению у эмбрионов современных животных черт строения, свойственных их далёким предкам.



7.5. Развитие организмов и окружающая среда

Организм не может жить вне среды обитания. Столь же невозможно и развитие организма вне окружающей среды, вне факторов, на него воздействующих. Хорошо известно, что куриное яйцо может развиваться только при определённой температуре: если температура окружающей среды будет ниже оптимальной, то процесс остановится. Не менее важна такая характеристика, как ионный состав воды для водных организмов. Всем видам безразлична концентрация в воде или воздухе кислорода, углекислого газа и т. д. В отношении всех необходимых условий можно говорить о минимуме, максимуме и оптимуме, значения которых для эмбрионов разных видов далеко не одинаковы.

В развитии зародыша существуют критические периоды, когда эмбрион более чувствителен к действию агентов, в том числе повреждающих факторов. Эти периоды соответствуют времени закладки наиболее значимых преобразований того или иного органа, той или иной системы. Следовательно, организм развивается в условиях, характерных для особей данного вида, и вне оптимальных значений этих факторов развитие может нарушаться или останавливаться. Например, птицы и млекопитающие для нормального развития нуждаются в витамине D, который образуется в коже под действием ультрафиолетовых лучей солнца или же должен поступать в организм с пищей. Недостаток витамина служит причиной нарушения окостенения скелета и отставания в развитии. Большую роль в регуляции процессов жизнедеятельности играют железы внутренней секреции. Например, недостаток гормона щитовидной железы влечёт за собой замедление роста, недоразвитие других органов эндокринной системы (рис. 7.17). Питание продуктами, лишёнными незаменимых аминокислот, т. е. не синтезирующихся в организме млекопитающих и человека, также приводит к задержке роста (рис. 7.18). Отклонения в ходе нормального развития наблюдаются у эмбрионов, подвергнутых действию токсических агентов, избыточной концентрации солей, ионизирующему облучению и т. д.

У человека неблагоприятные воздействия среды часто также приводят к замедлению роста или даже возникновению врождённых уродств. К таким воздействиям в первую очередь необходимо отнести употребление алкоголя, наркотиков, куре-

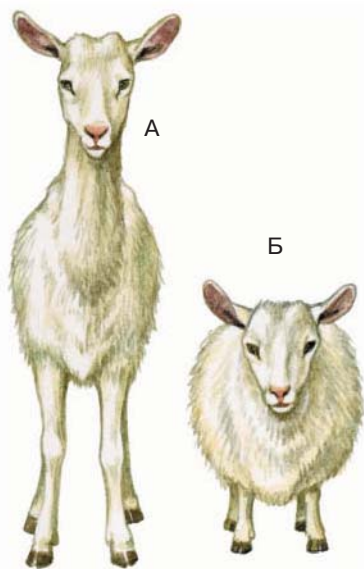


Рис. 7.17. Влияние гормонов щитовидной железы на рост коз: А — нормальное животное; Б — животное с удалённой щитовидной железой

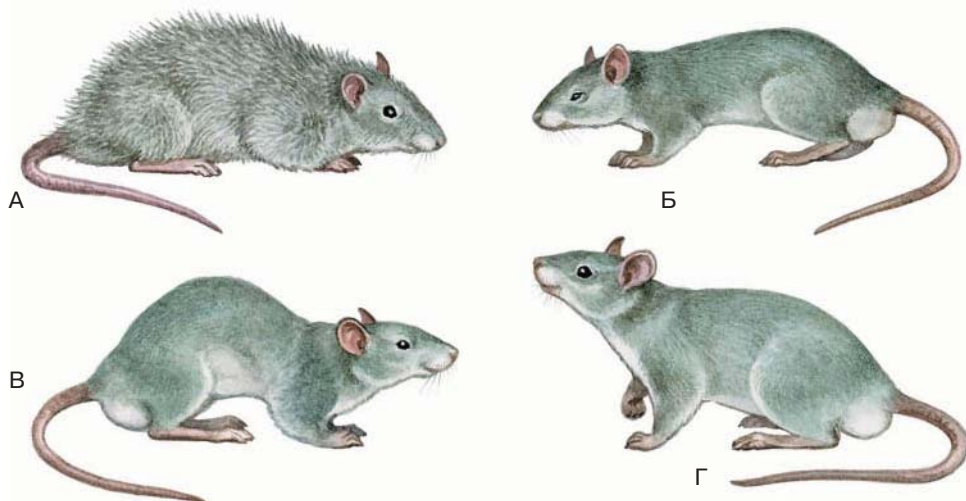


Рис. 7.18. Влияние питания неполноценными белками на рост крыс: А — крыса на диете без аминокислоты лизина; Б — та же крыса после добавления в рацион лизина; В — крыса на диете без аминокислоты валина; Г — та же крыса после введения в рацион валина

ние, а также бесконтрольное применение лекарственных препаратов. Алкоголь препятствует полноценному участию клеток в процессе развития и особенно тормозит функциональное созревание нервных клеток. Курение матери приводит к замедлению роста зародыша, что обусловлено токсическим влиянием диоксида и оксида углерода, снижением поступления к тканям кислорода; возникновению вредных мутаций, нарушающих процессы жизнедеятельности ещё не родившегося организма. Содержащийся в табачном дыме никотин отравляет нервные клетки и служит причиной возникновения функциональных расстройств. Следует помнить, что развитие организма начинается ещё задолго до оплодотворения.

В молодом организме употребление алкоголя и курение могут оказать крайне неблагоприятное воздействие на образующиеся гаметы. У лиц, склонных к употреблению алкоголя, гораздо чаще, чем у людей, ведущих трезвый образ жизни, рождаются дети с врождёнными уродствами. В медицинской практике этот факт нашёл отражение в специальном термине «субботний ребёнок», т. е. ребёнок, зачатый родителями в состоянии опьянения.

Однако не следует думать, что трезвость необходима только в момент зачатия. В повседневной деятельности место человека в обществе, его социальная значимость, удовлетворение от работы, взаимоотношения с товарищами и в семье во многом зависят от его трезвости или склонности к алкоголю. Алкоголь, токсические вещества, а в особенности наркотики препятствуют полному выявлению способностей человека, гасят их в период,

наиболее благоприятный для творчества, снижают критическое отношение к происходящим событиям, делая реакцию на них неадекватной.

Таким образом, воздействия неблагоприятных факторов на организм не одномоментны, а продолжаются длительное время и часто сказываются не только на здоровье человека, но и на развитии его потомства.

Следует иметь в виду, что, несмотря на постоянные изменения условий внешней среды, живые организмы обычно сохраняют постоянство своего строения, показателей функциональной активности органов и тканей, физико-химических параметров клеток, тканевой жидкости, крови.

Как вы помните, свойство живых систем поддерживать постоянство своей внутренней среды и основные черты присущей им организации, несмотря на непрерывную изменяемость параметров окружающей среды, называют гомеостазом. Деятельность регуляторных систем — эндокринной, иммунной и нервной — обеспечивает согласованность биохимических реакций и такой их уровень, который наиболее соответствует условиям существования. Основу гомеостаза составляют наследственно закреплённые механизмы, сложившиеся в процессе эволюции. Их эффективность во многом определяется совокупностью генов каждого конкретного организма, т. е. генотипом. Разнообразие генотипов в пределах вида объясняет индивидуальные различия реакции особей на одни и те же воздействия окружающей среды.

Примером общей реакции организма на необычные по силе или продолжительности влияния со стороны среды служит состояние стресса (напряжения). *Стресс* — это реакция, развивающаяся при неблагоприятных условиях, отрицательно влияющих на жизнедеятельность, при возникновении угрозы нарушения гомеостаза. При этом усиливается деятельность большинства систем организма (нервной, мышечной, дыхательной, сердечно-сосудистой, эндокринной). Функциональные изменения указанных систем направлены на повышение сопротивляемости особи по отношению к неблагоприятным факторам. Мобилизация всех защитных сил организма, усиление обменных процессов, перераспределение энергии для обеспечения наиболее неотложных нужд — все эти реакции, сопровождающие состояние стресса, способствуют решению таких жизненно важных задач, как спасение бегством или отражение нападения врага.

У человека тяжёлая физическая работа, особенно в суровых климатических условиях, психические перегрузки также вызывают стрессовую реакцию. У людей с высокой выносливостью длительное напряжение истощает регуляторные системы и может перейти в заболевание. Вот почему необходимо соблюдать санитарно-гигиенические нормы труда и отдыха. Для предотвращения нарушения защитных сил организма врачами разработаны методы, позволяющие определить пригодность человека к тому или иному виду трудовой деятельности в определённых условиях среды.

Любая функция может осуществляться только в том случае, если для её выполнения имеется соответствующая структурная основа. Механизмы, обеспечивающие регуляцию структурного гомеостаза, поддерживают постоянство строения клеток, тканей и органов.



7.6. Регенерация

Регенерация (от лат. *regeneratio* — восполнение) по сути представляет собой процесс морфогенеза, направленного на поддержание, а в ряде случаев и на восстановление структурно-функциональной целостности тканей, органов и всего организма в целом. Различают регенерацию физиологическую и репаративную.

7.6.1. Физиологическая регенерация

Под *физиологической регенерацией* понимают восполнение утраченных в процессе выполнения физиологических функций внутриклеточных, клеточных и тканевых структур. Исходя из этого, в регенераторной реакции можно выделить ряд событий различного уровня.

На внутриклеточном уровне происходит постоянное обновление макромолекул, мембран и органоидов цитоплазмы. Как уже упоминалось, для каждой макромолекулы — будь то белок или РНК — характерна определённая продолжительность жизни. Истощив временной ресурс функционирования, молекулы теряют свою активность и разрушаются. Органоиды также функционируют недолго. Например, продолжительность активного функционального состояния митохондрий составляет немногим больше 10—15 минут. Элиминируются также мембранные структуры ЭПС и аппарата Гольджи. Новообразование внутриклеточных структур происходит за счёт процессов биосинтеза в клетке: рибосомы образуются в ядре, в зоне ядрышка; восполнение числа митохондрий обеспечивается их делением; новые мембраны формируются за счёт синтетической активности гранулярной ЭПС.

Естественные клеточные потери в тканевых системах и органах компенсируются митотическим делением клеток пролиферативного пула в обновляющихся и растущих тканях. Доля клеток, находящихся в составе фракции роста, достаточно велика. Например, в эпителии тонкой кишки, как и в костном мозге, она достигает 80%, а в эпителии пищевода, языка, роговицы и кожи — около 60—70%. В растущих тканях, к которым относятся почки и печень, пролиферативный пул значительно ниже и не превышает 1,5—5%. При этом время обновления клеток для этих растущих тканей составляет многие месяцы, в то время как в обновляющихся тканях оно лежит в пределах 2—5 суток. Обеспечение определённого уровня пролиферативной активности различных тканей многоклеточного организма осуществляется на всех уровнях регуляции в организме. На каждом из них существуют компоненты с противоположным действием на один и тот же процесс.

Нервные влияния, в том числе и через медиаторы, на процессы клеточного размножения различаются у симпатической и парасимпатической нервной системы. Так, если парасимпатические воздействия на пролиферацию заключаются в уменьшении размеров пролиферативного пула и снижении интенсивности клеточного деления, то симпатическая нервная система, напротив, усиливает процессы размножения клеток в тканях.

Аналогичная картина наблюдается и при анализе влияния гормонов на интенсивность клеточного деления. Например, гормоны щитовидной железы, как правило, усиливают активность клеточного размножения во многих тканях, а адреналин — гормон мозгового вещества надпочечников резко снижает число делящихся клеток практически во всех тканях организма. Несколько сложнее влияние на клеточное размножение гормонов коры надпочечников — глюкокортикоидов. Так, в тканях — производных энтодермы — эти регуляторы всегда понижают уровень клеточного деления. В экспериментальных условиях или при применении больших доз глюкокортикоидных гормонов в медицине (лечение артритов и других заболеваний) в эпителии тонкой кишки и желудке могут возникать язвы. Напротив, в эпителии другого, эктодермального, происхождения гормоны коры надпочечников увеличивают число делящихся клеток и скорость прохождения ими митотического цикла.

Обсуждая вопросы регуляции митотического цикла (см. с. 181), мы говорили о тканевых регуляторных факторах, таких как факторы роста (эпидермальный фактор роста, фактор роста из тромбоцитов, фактор роста нервов и др.), которые являются внешним стимулом для экспрессии ряда генов, определяющих синтез непосредственных регуляторов событий митотического цикла — циклинов и киназ. Кроме стимуляторов клеточного размножения, на тканевом уровне образуются и ингибиторы деления клеток, которые, по-видимому, также оказывают влияние на активность генома, направленную на инициацию процессов репрессии «генов пролиферации». Например, воздействие на ткани в эксперименте ингибиторами клеточного размножения приводит к замедлению вступления клеток в период синтеза ДНК (G_1 -ингибитор) и непосредственно в митоз (G_2 -ингибитор), т. е. средства, подавляющие клеточное деление, имеют те же точки приложения, что и стимуляторы пролиферации.

Таким образом, баланс регуляторов различного иерархического уровня с противоположным эффектом, а часто и механизмом действия на делящиеся клетки обеспечивает характерный для каждой ткани уровень клеточной пролиферации, компенсирующий естественные потери клеток при выполнении ими своих физиологических функций.

Однако увеличение числа клеток в тканях — не единственная возможность корректировать клеточные потери. С возрастом у животных и человека в растущих тканях всё больше проявляется клеточная гипертрофия. При этом клетки увеличивают число хромосомных наборов в результате редупликации ДНК и становятся полиплоидными. Это приводит к сбалансированному увеличению дозы каждого гена и усиливает функцию клетки. В результате восполняется не количество клеток, а восстанавливается функция всего органа. Например, у взрослого человека в печени насчитывают до 5% и более тетраплоидных ($4n4c$) и около 1% октаплоидных ($8n8c$) клеток. События, связанные с гипертрофией клеток, характерны и для физиологической регенерации стабильных тканей — нервной и поперечно-полосатой мышечной ткани.

Говоря о компенсации численных потерь клеток в ткани и функциональной компенсации её деятельности, нельзя забывать и о межклеточном веществе, представленном в любом типе тканей организма. Межклеточный

матрикс образуется дифференцированными клетками ткани постоянно, что и компенсирует его потери в результате разрушения «износившихся» структур — белков коллагенов, эластинов и многих других его составляющих.

7.6.2. Репаративная регенерация

В природе живые организмы часто сталкиваются с повреждающими факторами, нарушающими их целостность. Восполнение клеточных потерь или нарушения целостности тканей, органов и целых организмов, возникающих в результате травмы или заболевания, называют *репаративной регенерацией* (от лат. *reparatio* — возмещение, восстановление).

У относительно просто устроенных животных — плоских червей, кишечнополостных — способность восстанавливать утраченное очень высока (рис. 7.19). У гидры целостный организм может сформироваться из 1/200 её части. Хорошо известна способность кольчатых червей (дождевого червя) к регенерации из отдельных фрагментов тела. У морской звезды (тип Иглокожие) восстанавливаются не только отломанные лучи. Из отдельного её луча может вырасти полноценный организм. Часто наблюдается восстановление утраченных конечностей у ракообразных.

Восстановление целых органов после их утраты известно и у позвоночных. Ящерица, преследуемая врагом, отбрасывает хвост, вместо которого вскоре отрастает новый. Приспособительный, закреплённый отбором характер этого явления доказывает то, что хвост ящерицы обламывается в определённом месте. Некоторые хвостовые позвонки животного имеют специальные «места разрыва» — щель, разделяющую позвонок на две части. Они соединены между собой хрящевыми перемычками, легко разрывающимися при резком сокращении хвостовых мышц. У хвостатых амфибий — тритонов, саламандр — на месте ампутированной конечности развивается новая, в значительной мере сходная с прежней (рис. 7.20).

Остановимся на этом примере подробнее. Интерес учёных к изучению

регенерации ампутированной конечности у амфибий понятен. Структурно-функциональная организация их конечности, а также процессы, приводящие к её развитию в эмбриональном периоде, во многом сходны с таковыми у человека. Однако у людей полноценной органной регенерации при ампутациях не наблюдается. Следовательно, изучение закономерностей развития и регенерации конечностей у хвостатых амфибий открывает путь к восстановлению гомологичных структур у человека.

Что же происходит в организме саламандры сразу после ампутации?



Рис. 7.19. Регенерация у планарии

Кровеносные сосуды в оставшейся культе быстро тромбируются, и кровото-чение прекращается. Слой эпидермальных клеток достаточно быстро по-крывает раневую поверхность, мигрируя с краёв раны. В течение несколь-ких дней слой эпидермиса преобразуется в так называемую апикальную (концевую) «шапочку». Из соединительной ткани выселяются фибробласты и перемещаются к границе раны, затем собираются в её центре и активно делятся. В результате образуется *бластема* — скопление недифференци-

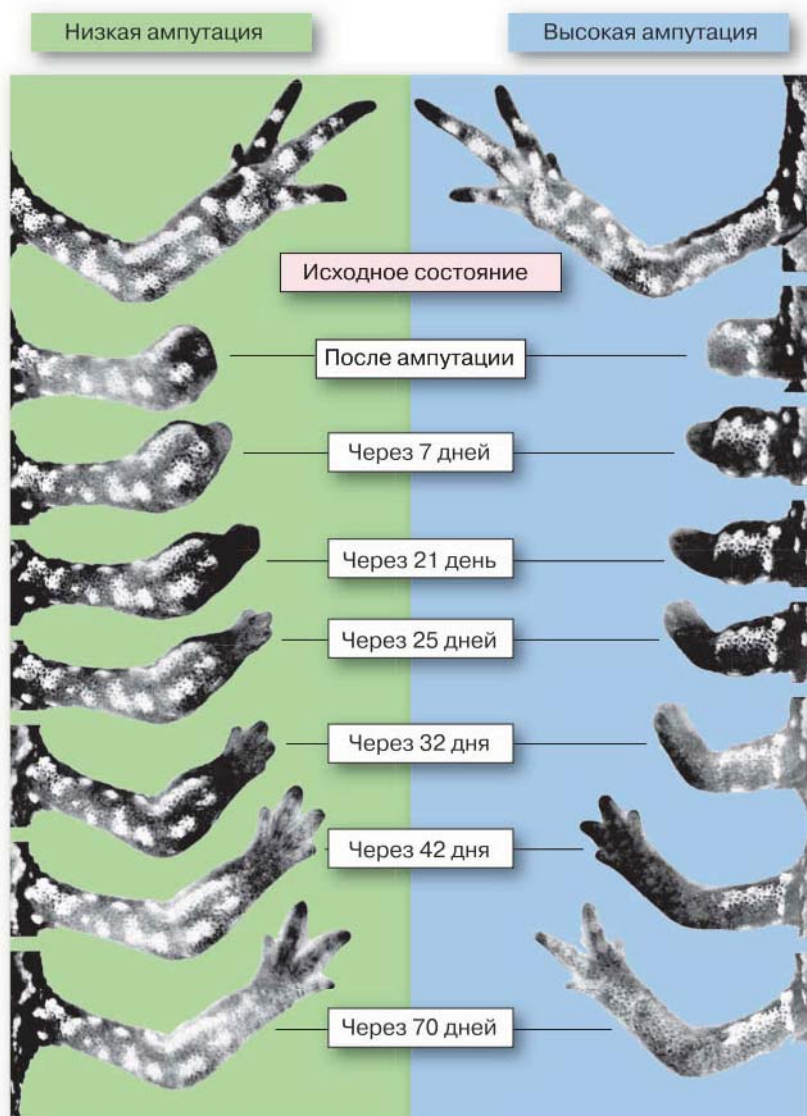


Рис. 7.20. Регенерация конечности у тритона

рованных клеток, сходных со стволовыми, дающих начало недостающей части конечности. Исследования показали, что клетки бластемы сходны с клетками, образующими почку развивающейся конечности в онтогенезе. Сегодня известно, что как при формировании конечности во время индивидуального развития, так и при восстановлении ампутированной лапы задействованы одни и те же генетические программы. Несмотря на отсутствие полной ясности в вопросах регуляции регенераторного процесса, очевидно участие в этих событиях факторов роста. Одни из первых, выделяемых бластемой, факторы роста глии (*глия* — совокупность вспомогательных клеток нервной ткани, расположенных между нейронами) стимулируют образование клетками восстанавливающейся конечности и определяют синтез других факторов роста. За счёт такого циклического обмена сигнальными молекулами поддерживается обратная связь между бластемой и подлежащими тканями.

В ходе эмбрионального развития в обучении и клеток, и клеточных ансамблей их местоположению (позиционная информация) задействовано значительное количество генов, однако решающее значение учёные придают гомеозисным генам. Во взрослом состоянии необходимость в экспрессии этих генов отпадает, а вот в момент инициации формирования бластемы возникает вновь. *Гомеозисные гены* экспрессируются и обмениваются информацией (своими продуктами — белками гомеодоменами) с другими клетками, что позволяет организму оценить масштабы повреждения. Пока неизвестно, как происходит передача информации внутри бластемы, но это приводит к восстановлению именно утраченного отдела конечности от культи до кончиков пальцев (рис. 7.21).

Другими словами, основной задачей клеток бластемы (группы неспециализированных клеток на раневой поверхности) в области ампутации конечности является реактивация основных генов, ответственных за развитие данного органа в эмбриональном периоде.

Таким образом, процесс регенерации конечности у саламандры включает ряд основных этапов. Во-первых, это затягивание раны эктодермальными клетками; во-вторых, формирование бластемы из утративших специализацию клеток, в дальнейшем способных дифференцироваться в миоциты, хондроциты и фибробласты; в-третьих, активация генов, программирующих развитие новой конечности.

Высокоорганизованные животные — млекопитающие, и в том числе человек, — утратили способность к новообразованию наружных органов. Регенерация после травмы у них протекает главным образом путём заживления ран. Во внутренних органах — печени, почках, лёгких — при повреждении усиливается клеточное размножение: прохождение клетками митотического цикла ускоряется, и, кроме того, в митотический цикл возвращаются обратимо дифференцированные клетки. Благодаря этому восстанавливается масса этих органов, а вследствие этого и их функциональная активность. Кроме этого, внутриклеточные процессы приводят к увеличению числа органоидов, что повышает функциональные возможности клеток. Последний путь становится основным для поддержания определённой интенсивности функций при том или ином механическом или химическом повреждении тех орга-

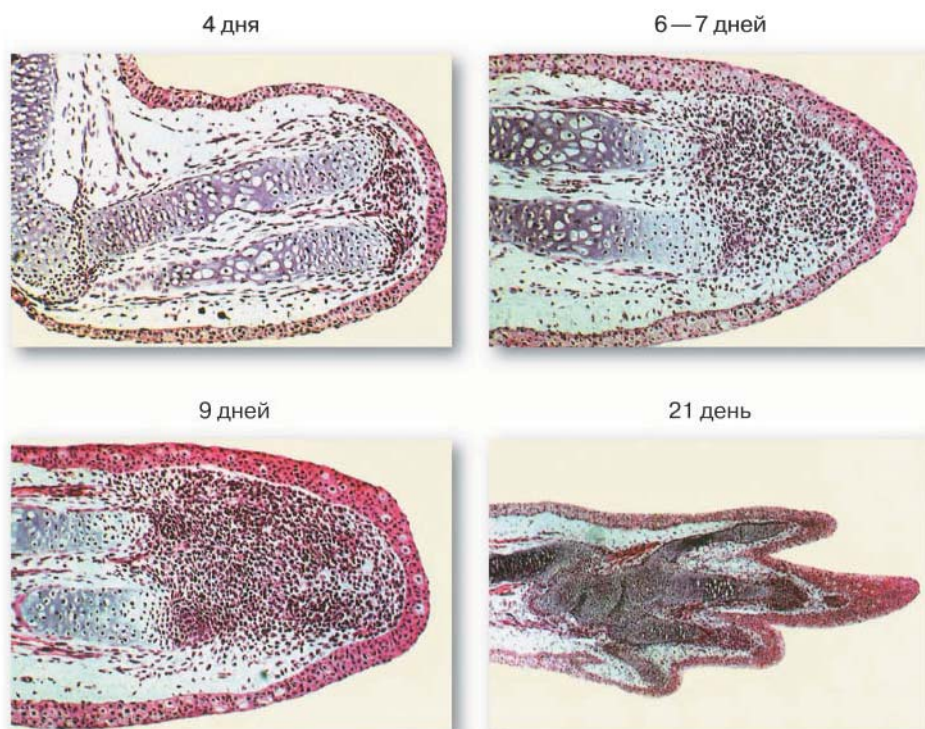


Рис. 7.21. Регенерация культи после ампутации конечности у хвостатых амфибий (световая микроскопия)

нов и тканей, клетки которых утратили способность делиться во взрослом организме (нервная и мышечная ткани).

Повреждения у человека и животных могут возникать не только в результате травм, но и при отравлении химическими веществами или при заболеваниях. Вирус гепатита В разрушает клетки печени. Во время выздоровления протекают репаративные процессы, направленные на возмещение численности погибших клеток. Гибель клеток печени вызывает и алкоголь. Длительное его употребление, особенно при перенесённом ранее вирусном гепатите, приводит к развитию на месте разрушенных печёночных клеток соединительной ткани. Возникает тяжёлое заболевание — цирроз печени.

Регенерация известна и у растений. При вспашке поля корневища осота и других сорняков оказываются разорванными, но каждый отрезок способен дать начало целому растению. У бегонии полноценное растение образуется из одного листа.

Таким образом, регенерация способствует поддержанию структурной целостности, а следовательно, выживанию животных и растений в процессе взаимодействия с факторами окружающей среды и другими организмами.

Знание закономерностей восстановления органов и тканей после их повреждения чрезвычайно важно для практической медицины. Например, недостаток в пище витамина А нарушает процессы клеточного обновления в тканях. Добавление этого витамина в рацион приводит к нормализации структуры и функционирования тканей. Врачи широко используют природные и искусственные препараты, ускоряющие регенерацию, для лечения больных, перенёсших инфекционные заболевания или травму. Сроки выздоровления людей при этом значительно сокращаются. Так изучение регенерации помогает бороться за здоровье человека.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Развитие организма протекает нормально лишь в привычных для вида условиях.
- Внешние воздействия, нарушающие гомеостаз, могут привести к нарушению развития.
- Компенсаторные возможности организма достаточно велики и позволяют восстановить естественную убыль клеточных структур и целых клеток, а также восполнить клеточные потери, возникающие вследствие травмы или заболевания.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие факторы внешней среды влияют на развитие зародышей?
- 2 В чём заключается вредное влияние алкоголя, курения и наркотиков на развитие зародыша человека?
- 3 Деятельность каких систем организма обеспечивает постоянство его внутренней среды?
- 4 Какие изменения в деятельности органов и систем органов возникают при действии на них неблагоприятных факторов внешней среды?
- 5 Дайте определение понятия «стресс» и охарактеризуйте это явление.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Чем объясняется неодинаковая реакция разных организмов на один и тот же фактор внешней среды?
- 2 Что такое регенерация? Какие формы регенерации вам известны?
- 3 Назовите биологические механизмы, лежащие в основе физиологической и репаративной регенерации.

Обзор пройденного материала главы 7

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Основателем современной эмбриологии по праву считается К. М. Бэр, который в 1828 г. на основе фундаментальных наблюдений над развитием зародышей некоторых животных положил начало научной эмбриологии.

Онтогенез подразделяют на два крупных периода: эмбриональный и постэмбриональный.

Эмбриональный период продолжается с момента образования зиготы в результате слияния сперматозоида с яйцеклеткой и завершается выходом организма из яйцевых оболочек или рождением.

В процессе эмбриогенеза организм проходит ряд стадий: дробление — образование однослойного зародыша, гаструляцию — формирование двуслойного зародыша и органогенез — появление осевых и других органов и тканей.

Зародышевые листки — это отдельные пласты клеток зародыша, дающие начало определённым органам. Зародышевые листки гомологичны.

Регуляция эмбрионального развития осуществляется путём индукции. Эмбриональной индукцией называют явление, при котором один зачаток зародыша влияет на другой и определяет путь его дальнейшего развития.

На более поздних стадиях развития в регуляцию развития включаются эндокринная и нервная системы.

Постэмбриональное развитие начинается с момента рождения или выхода из яйцевых оболочек и заканчивается смертью организма. Можно выделить дорепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный периоды постэмбрионального развития.

На основании изучения онтогенеза Ф. Мюллер и Э. Геккель сформулировали биогенетический закон: «Онтогенез каждой особи есть краткое и быстрое повторение филогенеза вида, к которому эта особь относится».

Развитие организмов тесно связано с факторами окружающей среды. Изменения окружающей среды и неблагоприятные воздействия приводят к нарушению развития организма и его гибели.

Постоянное обновление клеток, тканей и органов обеспечивается физиологической регенерацией.

Репаративная регенерация обуславливает восстановление органов после повреждения, возникающего после травмы или в результате заболевания.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Эмбриологи в области животноводства и птицеводства вместе с генетиками и селекционерами создают лучшие породы скота. Без эмбриологии невозможно совершенствование яичного и мясного птицеводства. Эмбриологические модели используются для тестирования новых лекарственных препаратов с целью изучения их влияния на развитие организма. Знания закономерностей и особенностей онтогенеза человека позволяют осмысленно подходить к питанию и физическому развитию организма на различных этапах его развития.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Чем обусловлена и каким образом осуществляется инициация деятельности различных групп генов в разных клетках зародыша?
2. Каковы особенности регуляции развития организма на этапах онтогенеза?
3. Какие природные механизмы обеспечивают снижение интенсивности влияния неблагоприятных воздействий на ранние стадии развития организма?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как вы думаете, в чём проявляется связь между условиями, в которых протекает образование половых клеток, и развитием потомства?
2. Какие гигиенические мероприятия можно предложить для обеспечения нормального течения эмбрионального развития у человека?
3. Каким образом изучение механизмов репаративной регенерации животных может помочь в борьбе с заболеваниями человека?

ЗАДАНИЯ

1. Вспомните из курса анатомии, физиологии и гигиены человека особенности развития человеческого организма.
2. Охарактеризуйте режим жизнедеятельности женщины во время беременности и ребёнка в раннем детском возрасте.

Основы генетики и селекции

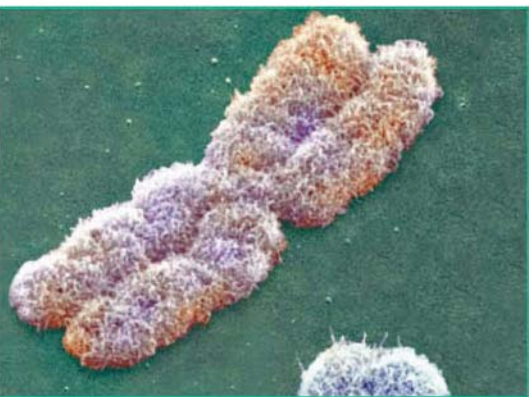
Генетика — относительно молодая наука. Датой её рождения считается 1900 год, когда были заново открыты установленные Г. Менделем в 1865 г. закономерности наследования признаков. С этого момента начинаются широкие исследования, в ходе которых были сформулированы представления о мутациях, популяциях и чистых линиях организмов, хромосомная теория наследственности, открыт закон гомологических рядов в наследственной изменчивости и др. Новый этап развития генетики связан с усовершенствованием техники научных исследований. Сложные современные приборы позволили установить строение нуклеиновых кислот, вскрыть их значение в явлениях наследственности и расшифровать генетический код, выявить этапы реализации наследственной информации.



Основные понятия генетики

Гены слишком малы, чтобы разглядеть каждый отдельно, но на определённых стадиях вдоль многих хромосом обнаруживаются узелки, утолщения или диски, которые указывают на подразделение хромосом на отдельные гены.

Ш. Ауэрбах¹



В этой главе вы узнаете, что такое генетика, в чём сущность тех основных свойств живых организмов, которые данная наука считает предметом своего изучения, — наследственности и изменчивости. Вы познакомитесь с основными терминами, используемыми генетиками.

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых организмов — наследственность и изменчивость. Обычно наследственность определяется как свойство родителей передавать свои признаки, свойства и особенности развития следующему поколению. Благодаря этому каждый вид животных или растений сохраняет на протяжении поколений характерные для него черты. Обеспечение преемственности свойств — лишь одна из сторон наследственности; вторая сторона — точная передача специфической для каждого организма программы развития, т. е. становления в ходе онтогенеза определённой структурно-функциональной организации, присущей только этому виду организмов, особенностей обмена веществ.

Клетки, через которые осуществляется преемственность поколений, — половые и клетки тела — соматические — несут в себе не сами признаки и свойства будущих организмов, а только задатки их развития. Эти задатки,

¹ Подобное представление о гене, высказанное в первой половине XX в., в настоящее время кажется наивным и примитивным. Благодаря достижениям молекулярной биологии последних лет оно значительно изменилось. Об этом мы с вами говорили в гл. 4.

как вы уже знаете, получили название генов. Вспомним определение гена: «Участок молекулы ДНК или участок хромосомы, определяющий возможность развития отдельного элементарного признака, или синтез одной белковой молекулы, называется геном».

Из этого положения следует, что признак, обусловленный каким-либо определённым геном, может и не развиваться. Действительно, возможность проявления генов в виде признаков в значительной степени зависит от других генов, а также от условий внешней среды. Следовательно, предмет генетики составляет и изучение условий проявления генов. У всех организмов одного и того же вида каждый конкретный ген располагается в одном и том же месте, или локусе, строго определённой хромосомы. В гаплоидном наборе хромосом (например, у прокариот или в гаметах эукариотических организмов) имеется только один ген, ответственный за развитие данного признака. В диплоидном наборе хромосом (в соматических клетках у эукариот) содержатся две гомологичные хромосомы и соответственно два гена, определяющие развитие одного какого-то признака (рис. 8.1). Гены, расположенные в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и ответственные за развитие одного признака, как вы помните, называют аллельными. Для генов приняты буквенные обозначения. Если два аллельных гена полностью тождественны по структуре, т. е. они имеют одинаковую последовательность нуклеотидов или одинаковую форму проявления признака¹, их можно обозначить так: **AA**. Но в результате мутации может

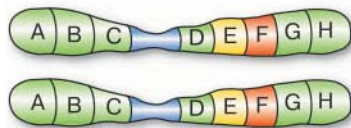


Рис. 8.1. Схема строения гомологичных хромосом

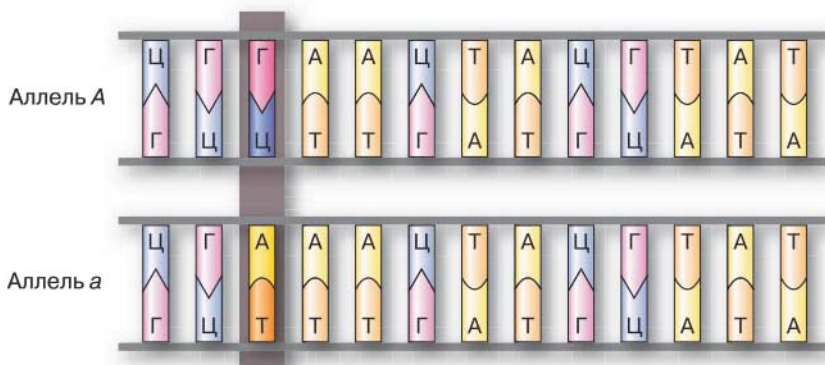


Рис. 8.2. Варианты аллельных генов, отличающихся последовательностью нуклеотидов

¹ Вспомним свойства генетического кода. Одно из них гласит, что код избыточен, т. е. включение в комплементарную цепь практически любой аминокислоты определяет несколько кодонов. Вследствие этого аллельные гены, несколько отличающиеся друг от друга по последовательности нуклеотидов, будут обуславливать одинаковое строение белковой молекулы.

произойти замена одного нуклеотида в молекуле ДНК на другой (рис. 8.2). Признак, обусловленный этим геном, тоже несколько изменится. Генотип, включающий исходный и мутантный гены, будет обозначаться так: **Aa₁**.

Мутация, вызывающая изменение структуры гена, т. е. появление варианта исходного гена, приводит к появлению варианта признака. Ген может мутировать неоднократно. В результате возникает несколько вариантов аллельных генов. Совокупность таких аллельных генов, определяющих многообразие вариантов признака, называют серией аллельных генов. Её возникновение вследствие неоднократного мутирования одного гена называют множественным аллелизмом или множественным *аллеломорфизмом*.

Совокупность всех генов одного организма называют *генотипом*. Однако генотип — не механическая сумма генов. Возможность проявления гена и форма его проявления зависят, как будет показано дальше, от условий среды. В понятие среды входят не только условия, окружающие клетку, но и другие гены. Гены взаимодействуют друг с другом и, оказавшись в одном генотипе, могут сильно влиять на проявление действия соседних генов. Таким образом, для каждого отдельно взятого гена существует генотипическая среда. В связи с этим известный российский генетик М. Е. Лобашёв определил генотип как *систему взаимодействующих генов*.

В пределах одного вида все организмы не похожи друг на друга. Эта изменчивость хорошо видна, например, в пределах вида Человек разумный, каждый представитель которого имеет свои индивидуальные особенности. Подобная индивидуальная изменчивость существует у организмов любого вида животных и растений.

Таким образом, изменчивость — это свойство организмов, как бы противоположное наследственности. Изменчивость заключается в изменении наследственных задатков — генов и, как следствие, в изменении их проявления в процессе развития организмов. Существуют разные типы изменчивости. Изучением причин, форм изменчивости и её значения для эволюции также занимается генетика. При этом исследователи имеют дело не непосредственно с генами, а с результатами их проявления — признаками или свойствами. Поэтому закономерности наследственности и изменчивости изучают, наблюдая в ряду поколений за признаками организмов.

Совокупность всех признаков и свойств организмов называют *фенотипом*. Сюда относятся не только внешние, видимые признаки (цвет глаз, волос, форма ушей или носа, окраска венчика цветков), но и биохимические (форма молекулы структурного белка или фермента, активность фермента, концентрация глюкозы или мочевины в крови и т. д.), гистологические (форма и размер клеток, строение тканей и органов), анатомические (строение тела и взаимное расположение органов) и т. д. Другими словами, признаком может быть названа любая особенность строения организма на каждом из уровней организации, за исключением последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Под свойством понимают любую функциональную особенность организма, в основе которой лежит определённый структурный признак или группа элементарных признаков. Следует, конечно, помнить, что

подавляющее большинство «простых» признаков есть не что иное, как варианты одного и того же качества. Их можно использовать в обозначении отличительных черт организмов: цвет глаз — карие глаза или голубые, рост — высокий или низкий, форма волос — прямые или курчавые и т. д. Признаки, как бы внешне они ни казались простыми, определяются многочисленными и сложными биохимическими процессами, каждый из которых обусловлен белком-ферментом — элементарным (т. е. по существу простым) признаком.

Таким образом, генетика определяется как наука о закономерностях наследственности и изменчивости — двух противоположных и вместе с тем неразрывно связанных между собой процессов, свойственных всему живому на Земле.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Генетика изучает два фундаментальных свойства живого — наследственность и изменчивость.
- Ген — участок молекулы ДНК, или хромосомы, обуславливающий возможность проявления определённого признака.
- Признак — особенность строения на любом уровне организации.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое наследственность; гены?
- 2 В результате какого процесса возникают аллельные гены?
- 3 Дайте определение понятия «множественный аллеломорфизм».
- 4 Что называют изменчивостью?
- 5 Сформулируйте определения понятий «генотип», «фенотип».

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Приведите примеры свойств человеческого организма и поясните, какие признаки или комплексы признаков на различных уровнях организации лежат в их основе.
- 2 Что даёт изучение признаков и свойств организма для формирования представлений о его генотипе?

Обзор пройденного материала главы 8

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Генетика изучает два фундаментальных свойства живых систем — наследственность и изменчивость, т. е. способность живых организмов передавать свои признаки и свойства из поколения в поколение, а также приобретать новые качества.

Наследственность создаёт непрерывную преемственность признаков, свойств и особенностей развития в ряду поколений.

Изменчивость обеспечивает материал для естественного отбора, создавая как новые варианты признаков, так и бесчисленное множество прежде существовавших комбинаций, и новых признаков и свойств живых организмов.

Проявления жизнедеятельности во многом зависят от совокупности взаимодействующих генов организма — генотипа.

Фенотип — совокупность всех признаков и свойств организма — представляет собой результат взаимодействия генотипа и окружающей среды.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Каковы критерии выделения отдельных элементарных признаков?
2. В чём принципиальные отличия признаков и свойств живых систем от характеристик объектов неживой природы?
3. С какой целью генетики используют качественную характеристику кариотипа?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Какое значение для развития биологических наук имеет знание генетики?
2. Как на молекулярно-генетическом уровне осуществляются механизмы проявления признака?

ЗАДАНИЯ

1. Охарактеризуйте признаки и свойства человека и других животных, а также растений на различных уровнях организации.
2. Сравните сущность признака и свойств, им определяемых.

Закономерности наследования признаков

Воспроизведение жизни — это и есть наследственность, в ней проявляется инвариантная сторона жизненных явлений, принцип сохранения жизни.

Н. П. Дубинин



В этой главе вы познакомитесь с закономерностями наследования признаков, расположенных как в гомологичных, так и в негомологичных хромосомах. Вы узнаете, как происходит сочетание генов родителей у потомков и какова вероятность появления того или иного родительского признака у гибридов, а также поймёте, почему некоторые признаки и свойства проявляются через одно или несколько поколений.

Первые попытки экспериментального решения проблем, связанных с передачей признаков из поколения в поколение, предпринимались уже в XVIII в. Учёные, скрещивая между собой различающиеся особи и получая помесное потомство, стремились узнать, как наследуются родительские свойства. Однако неверный методический подход — одновременное изучение большого количества признаков — приводил к невозможности выявить какие-либо закономерности.



9.1. Гибридологический метод изучения наследования признаков Г. Менделя

Многие ботаники путём скрещивания растений с разными вариантами одного и того же признака пытались выявить механизмы наследования, однако честь открытия количественных закономерностей наследования признаков принадлежит чешскому ботанику-любителю Грегору Менделю. Первое, на что обратил внимание учёный, — это выбор объекта

Таблица 9.1

Признаки гороха, наследование которых изучено Г. Менделем

Признак	Вариант проявления	
	доминантный	рецессивный
Форма семян	Гладкая	Морщинистая
Окраска семян	Жёлтые семена	Зелёные семена
Окраска цветка	Красные цветки	Белые цветки
Положение цветков	Пазушные цветки	Верхушечные цветки
Длина стебля	Длинные стебли	Короткие стебли
Форма стручка	Простые бобы	Членистые бобы
Окраска стручка	Зелёные бобы	Жёлтые бобы

исследования. Для своих опытов Мендель взял горох. Основанием для такого выбора было то, что эти растения относительно просто разводить и они имеют короткий период развития. Кроме того, в распоряжении Менделя были сорта, чётко отличавшиеся друг от друга по целому ряду признаков. Одним из самых существенных моментов во всей работе было определение числа признаков, по которым должны различаться скрещиваемые растения. Мендель впервые осознал, что, начав с самого простого случая — различия родителей по одной паре альтернативных — взаимоисключающих контрастных вариантов признака и постепенно усложняя задачу, можно надеяться распутать весь клубок закономерностей наследования признаков. Здесь с особой силой выявилась строгая математичность его мышления. Именно такой подход к постановке опытов позволил Менделю чётко планировать дальнейшее усложнение экспериментов. В этом отношении Мендель стоял выше всех современных ему биологов.

Другой важной особенностью исследований учёного было то, что он выбрал для экспериментов организмы, относящиеся к чистым линиям, т. е. таким группам растений, в ряду поколений которых при самоопылении не наблюдалось расщепления по изучаемому признаку. В современном понимании *чистая линия* (сорт в растениеводстве, порода в животноводстве) — это совокупность гомозиготных по многим признакам организмов, при скрещивании которых расщепления по этим признакам не происходит.

Сравнивая результаты опытов и теоретические расчёты, Мендель особенно подчёркивал среднестатистический характер открытых им закономерностей, т. е. чем большее число потомков образовывалось в результате скрещивания, тем ближе было соотношение различных родительских признаков в эксперименте к расчётному — теоретическому. Перечисленные и некоторые другие приёмы явились новым методом изучения наследственности, открывшим целую эпоху в биологии. Метод Менделя получил название *гибридологического*.

Другой метод — *цитогенетический* — основан на анализе кариограмм — фотографий хромосомных наборов соматических клеток. Он позволяет ис-

следовать количество хромосом, их строение, выявлять нарушения числа и структуры отдельных хромосом.

Генеалогический метод, или *метод родословных*, широко используется в генетике человека. Он даёт возможность определить характер наследования того или иного признака, его доминантность или рецессивность, сцепление с другими признаками или с полом.

Наиболее современными являются *методы изучения ДНК*: это и анализ последовательности нуклеотидов в той или иной хромосоме, и гибридизация полинуклеотидных цепей, полученных от разных организмов, и многое другое. Трудно переоценить значимость подобных молекулярно-генетических исследований, позволяющих выявить степень родства как ныне здравствующих, так и вымерших организмов; время возникновения в процессе эволюции определённого таксона.

Кроме описанных, для исследования наследственности различных видов живых организмов, в том числе и человека, в арсенал генетиков входят любые методы, позволяющие изучать признаки и свойства. Это анатомические, гистологические, цитологические, физиологические, биохимические и многие другие методы исследования.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Г. Мендель использовал для скрещивания особи, относящиеся к чистым линиям.
- Строгий математический анализ позволил выявить закономерности наследования альтернативных признаков.
- В настоящее время закономерности наследования признаков, выявленные Г. Менделем, возведены в ранг законов, носящих его имя.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Кто был первооткрывателем закономерностей наследования признаков?
- 2 На каких растениях проводил опыты Г. Мендель?
- 3 Благодаря каким приёмам Г. Менделю удалось вскрыть законы наследования признаков?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какие особенности растений гороха позволили Г. Менделю отнести организмы, взятые им для гибридизации, к чистым линиям?
- 2 В чём сущность гибридологического метода, разработанного Г. Менделем?

9.2. Законы Менделя

Закономерности наследования признаков, выявленные Менделем в 1865 г. и описанные им в работе «Опыты над растительными гибридами», в настоящее время принято формулировать в виде законов, носящих его имя. После переоткрытия этих законов в 1900 г. независимо друг от друга нидерландским генетиком Г. де Фризом, немецким ботаником К. Корренсом, австрийским генетиком Э. Чермаком и признания приоритета чешского учёного началось стремительное развитие генетики. Было установлено, что законы Менделя имеют всеобщий характер и справедливы для аллельных генов, расположенных в разных парах гомологичных хромосом.

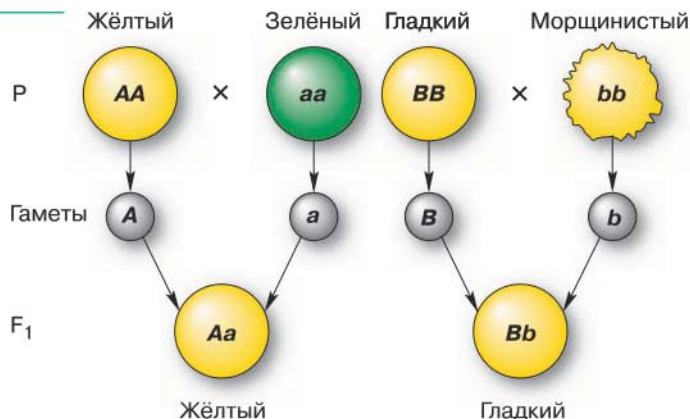
9.2.1. Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения (закон доминирования)

Для иллюстрации первого закона Менделя — закона единообразия гибридов первого поколения — воспроизведём опыты учёного по моногибридному скрещиванию растений гороха. Скрещивание двух организмов называют *гибридизацией*, потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью называют *гибридным*, а отдельную особь — *гибридом*. *Моногибридным* считают скрещивание двух организмов, при котором наблюдают за наследованием одной пары альтернативных вариантов признака. Следовательно, при таком скрещивании прослеживаются закономерности наследования только этих двух вариантов одного признака, развитие которого обусловлено парой аллельных генов. Например, признак — цвет семян, взаимоисключающие варианты — жёлтый или зелёный. Все остальные признаки, свойственные данным организмам, во внимание не принимаются и в расчётах не учитываются.

Если скрестить между собой растения гороха с жёлтыми и зелёными семенами, то у всех полученных в результате этого скрещивания гибридов семена будут жёлтыми. Такая же картина наблюдается при скрещивании растений, имеющих гладкую и морщинистую форму семян, — у гибридов семена будут гладкими.

Следовательно, у потомка первого поколения из каждой пары альтернативных признаков проявляется только один. Второй признак как бы исчезает, не развивается. Преобладание у гибрида признака одного из родителей Г. Мендель назвал *доминированием*. Признак, проявляющийся у гибрида первого поколения и подавляющий развитие другого признака, был назван *доминантным* (от лат. *dominantis* — господствующий). Противоположный, т. е. подавляемый, признак получил название *рецессивного* (от лат. *recessus* — отступление, удаление). Ген, определяющий развитие доминантного признака, принято обозначать прописной буквой, например **A**. Фенотипически, т. е. в виде признака, он проявляется как в гомозиготном, так и в гетерозиготном организме. Рецессивный ген, проявление которого подавляет

Рис. 9.1. Схема моногибридного скрещивания, при котором наблюдают за наследованием одного признака — цвета семян



ся доминантным, обозначают строчной буквой **a**. Такой ген может проявиться только в гомозиготном организме (см. ниже).

Как уже отмечалось, Г. Мендель использовал в опытах растения, относящиеся к разным чистым линиям, потомки которых в длинном ряду поколений были сходны с родителями. Следовательно, у этих растений оба аллельных гена одинаковы.

Теперь можно сделать вывод: если в генотипе организма (зиготы) есть два одинаковых аллельных гена, такой организм называют *гомозиготным*. Организм может быть гомозиготным по доминантным (**AA** или **BB**) или по рецессивным (**aa** или **bb**) генам. Если же аллельные гены отличаются друг от друга по последовательности нуклеотидов и обуславливают проявление различных вариантов признака, например один из них доминантный, а другой рецессивный (**Aa**, **Bb**), такой организм носит название *гетерозиготного*.

Закон единообразия гибридов первого поколения называют также *законом доминирования*, так как все особи первого поколения имеют одинаковое проявление признака. Сформулировать его можно следующим образом: «При скрещивании двух организмов, относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, всё первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей» (рис. 9.1).

Неполное доминирование. В гетерозиготном организме доминантный ген не всегда подавляет проявление рецессивного гена. В ряде случаев гибрид первого поколения F_1 не воспроизводит ни одного из вариантов родительских признаков. Выражение его носит промежуточный характер с большим или меньшим отклонением к доминантному или рецессивному состоянию, но все особи этого поколения проявляют единообразие. Так, при скрещивании ночной красавицы с красной окраской цветков (**AA**) с растением, имеющим белые цветки (**aa**), в F_1 образуется промежуточная розовая окраска цветка (**Aa**). Таким образом, все потомки F_1 единообразны и имеют розовую окраску цветков (рис. 9.2).

Неполное доминирование — широко распространённое явление. Оно обнаружено при изучении наследования окраски цветка у львиного зева,

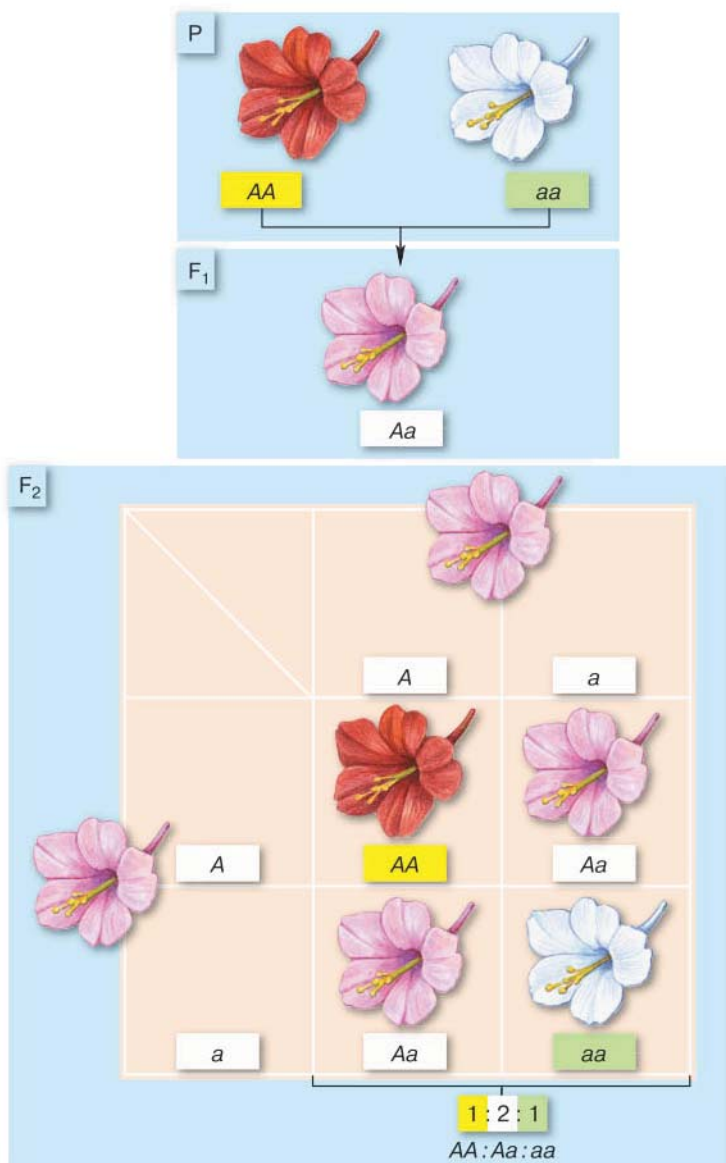


Рис. 9.2. Наследование окраски цветка у ночной красавицы (неполное доминирование)

плодов земляники, строения перьев у птиц, окраски шерсти крупного рогатого скота и овец, биохимических признаков у человека и т. д.

До сих пор разбирались примеры, в которых один и тот же ген был представлен двумя аллелями — доминантной (A) и рецессивной (a). Эти два состояния гена возникают в процессе мутирования.

Однако мутация (замена или утрата части нуклеотидов в молекуле ДНК) может возникать в разных участках одного и того же гена как в разных половых клетках одного организма, так и в гаметах различных особей. Таким путём образуются несколько аллелей одного гена и соответственно несколько вариантов одного признака. Ген **A** может мутировать в состояние $a_1, a_2, a_3, \dots, a_n$; ген **B**, находящийся в другом локусе, — в состояние $b_1, b_2, b_3, \dots, b_n$ и т. д. Приведём несколько примеров. У мухи дрозофилы известна серия аллелей по гену окраски глаз, состоящая из 12 членов: красная, коралловая, вишнёвая, абрикосовая и т. д. до белой, определяемой рецессивным геном. У кроликов существует серия множественных аллелей по окраске шерсти. Это обуславливает развитие сплошной (шиншилла), гималайской (горностаевой) окраски или отсутствие пигментации шерсти (альбинизм) (рис. 9.3). Гималайские кролики на фоне общей белой окраски шерсти имеют чёрные кончики ушей, лап, хвоста и мордочки. Альбиносы полностью лишены пигмента. Члены одной серии аллелей могут находиться в разных до-



А



Б



В



Г

Рис. 9.3. Варианты окраски шерсти у кроликов:

А — чёрный; Б — альбинос; В — серый; Г — гималайский

минантно-рецессивных отношениях друг с другом. Так, ген сплошной окраски является доминантным по отношению ко всем членам серии. Ген гималайской окраски доминантен по отношению к гену белой, но рецессивен по отношению к гену шиншилловой окраски. Развитие всех этих трёх типов окраски обусловлено тремя разными аллелями, локализованными в одном и том же локусе.

Следует помнить, что в генотипе диплоидных организмов могут находиться только два гена из серии аллелей. Остальные аллели данного гена в разных сочетаниях попарно входят в генотипы других особей данного вида. Таким образом, множественный аллелизм характеризует разнообразие генофонда (генофонд — совокупность всех вариантов каждого из генов, входящих в состав генотипов популяции или вида в целом), т. е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

У человека известны множественные аллели для большого числа генов. Примером может служить наследование групп крови в системе АВ0. Описаны варианты различных ферментов, антигенов и других белков. Наличие в генофонде многих аллелей одних и тех же генов определяет и подчёркивает наследственную уникальность каждого индивида.

9.2.2. Второй закон Менделя — закон расщепления

Если потомков первого поколения, одинаковых по изучаемому признаку, скрестить между собой, то во втором поколении признаки обоих родителей появляются в определённом числовом соотношении: $\frac{3}{4}$ особей будут нести доминантный признак, а $\frac{1}{4}$ — рецессивный (рис. 9.4).

Явление, при котором скрещивание гетерозиготных особей приводит к образованию потомства, часть которого несёт доминантный признак, а часть — рецессивный, называется расщеплением. Следовательно, расщепление — это распределение доминантных и рецессивных признаков среди потомства в определённом числовом соотношении. Рецессивный признак у гибридов первого поколения не исчезает, а только подавляется и проявляется во втором гибридном поколении.

Таким образом, второй закон Менделя можно сформулировать следующим образом: «При скрещивании двух потомков первого поколения между

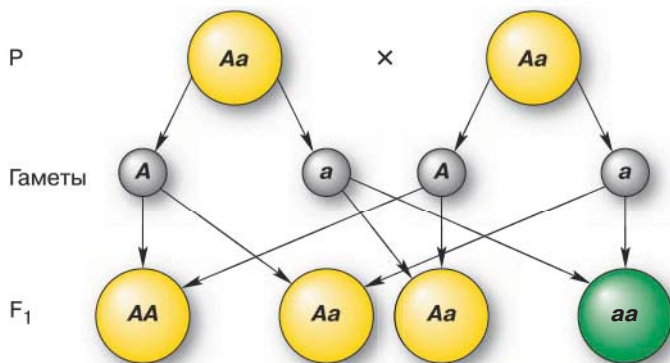


Рис. 9.4. Схема скрещивания гетерозиготных организмов: А — жёлтая окраска семян; а — зелёная окраска семян

собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определённом числовом соотношении: по фенотипу $3 : 1$, по генотипу $1 : 2 : 1$. При этом среди получившихся особей будет 25% гомозиготных по доминантному гену, 50% гетерозигот, 25% гомозиготных по рецессивному гену (см. рис. 9.4).

При неполном доминировании в потомстве гибридов F_2 расщепление по генотипу и фенотипу совпадает ($1 : 2 : 1$).

9.2.3. Закон чистоты гамет

Мендель предположил, что наследственные факторы при образовании гибридов не смешиваются, а сохраняются в неизменном виде. В клетках гибрида F_1 от скрещивания родителей, различающихся по альтернативным признакам, присутствуют оба фактора — доминантный и рецессивный. В виде признака проявляется доминантный ген, рецессивный же подавляется. Связь между поколениями при половом размножении осуществляется через половые клетки — гаметы. Следовательно, необходимо допустить, что каждая гамета несёт только один фактор из пары. Тогда при оплодотворении — слиянии двух гамет, каждая из которых несёт рецессивный ген, образуется организм с рецессивным признаком, проявляющимся фенотипически. Слияние же гамет, несущих по доминантному фактору, или же двух гамет, одна из которых содержит доминантный, а другая — рецессивный ген, будет приводить к развитию организма с доминантным признаком. Таким образом, появление во втором поколении (F_2) рецессивного признака одного из родителей (P) может иметь место только при соблюдении двух условий: 1) если у гибридов наследственные факторы сохраняются в неизменном виде; 2) если половые клетки содержат только один ген из каждой аллельной пары.

Расщепление признаков в потомстве при скрещивании гетерозиготных особей Мендель объяснил тем, что гаметы генетически чисты, т. е. несут только один ген из аллельной пары. Закон чистоты гамет можно сформулировать следующим образом: «При образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из каждой аллельной пары».

Почему и как это происходит? Известно, что в каждой клетке организма имеется совершенно одинаковый диплоидный набор хромосом. Две гомологичные хромосомы содержат два одинаковых аллельных гена.

Образование генетически чистых гамет показано на рисунке 9.5.

При слиянии мужских и женских гамет образуется гибрид F_1 , имеющий диплоидный набор хромосом (рис. 9.6).

Как следует из схемы, половину хромосом зигота получает от отцовского организма, половину — от материнского.

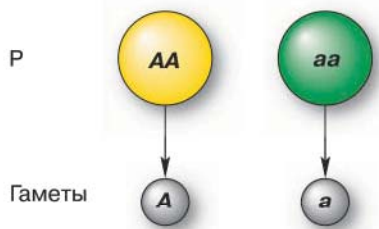


Рис. 9.5. Схема образования генетически чистых гамет

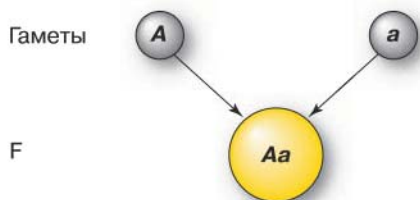


Рис. 9.6. Слияние гамет и образование зиготы

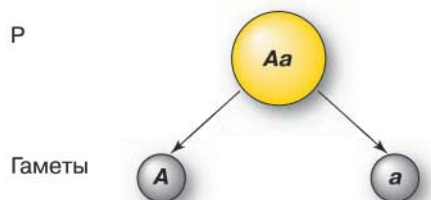


Рис. 9.7. Образование гамет у гетерозиготного организма

В процессе образования гамет у гибрида homologичные хромосомы во время мейоза также попадают в разные клетки (рис. 9.7).

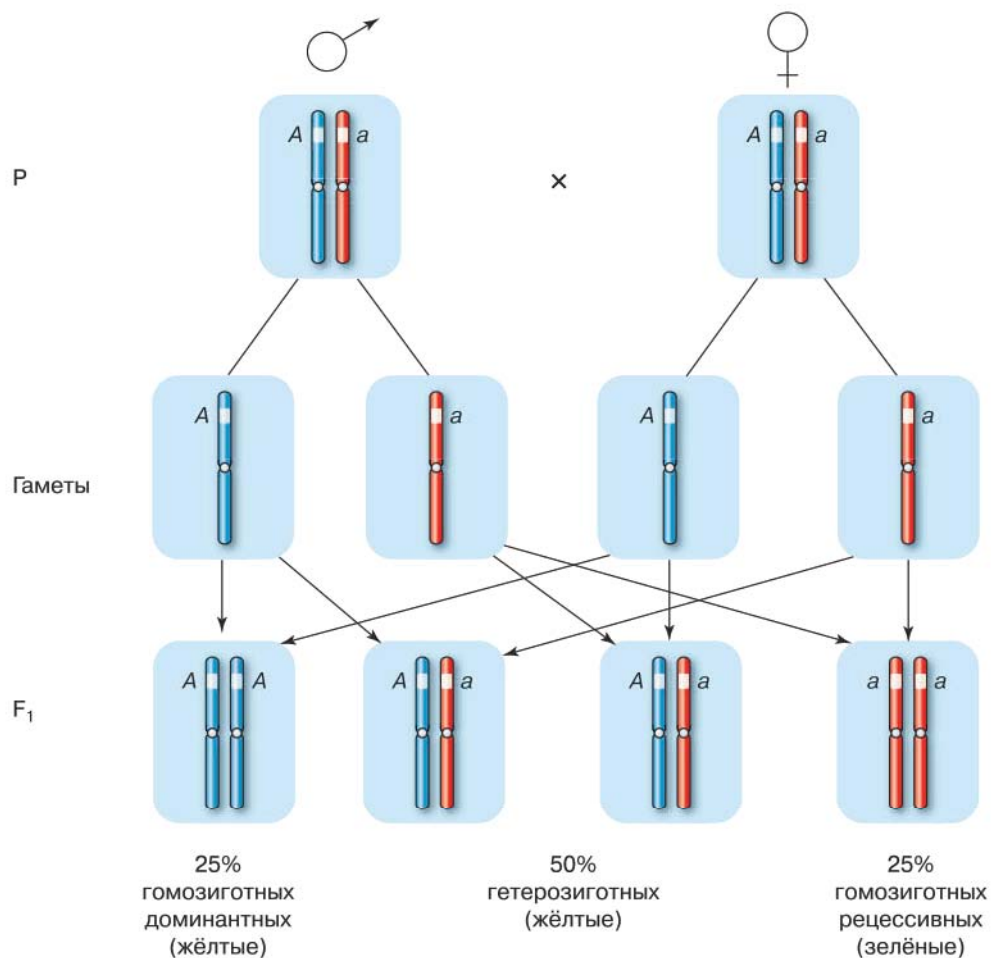


Рис. 9.8. Цитологические основы закона расщепления

Таким образом, цитологической основой расщепления признаков у потомства при моногибридном скрещивании является расхождение гомологичных хромосом и образование гаплоидных половых клеток в мейозе (рис. 9.8).

9.2.4. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования

Изучение наследования одной пары аллелей позволило Менделю установить ряд важных генетических закономерностей: доминирование, неизменность рецессивных аллелей у гибридов, расщепление потомства гибридов по изучаемому признаку в отношении 3 : 1. Явление расщепления позволило предположить, что гаметы генетически чисты, т. е. содержат только один ген из аллельной пары.

Однако организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Установить закономерности наследования двух и более пар альтернативных признаков, гены которых находятся в разных парах гомологичных хромосом, можно путём дигибридного или полигибридного скрещивания.

Дигибридным называют скрещивание, при котором рассматривается наследование и производится точный количественный учёт потомства по двум парам альтернативных признаков, а точнее, по взаимоисключающим вариантам обоих признаков.

Для дигибридного скрещивания Мендель взял гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум генам, определяющим окраску семян (жёлтые и зелёные) и форму семян (гладкие и морщинистые) (рис. 9.9). Доми-

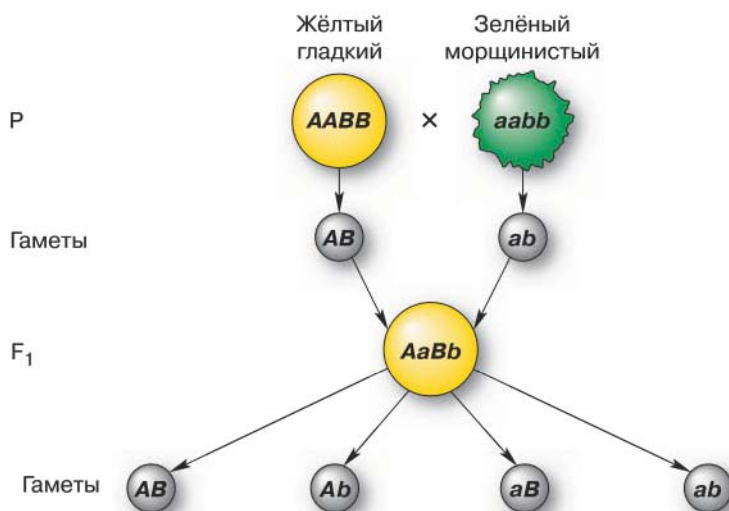


Рис. 9.9. Схема дигибридного скрещивания

нантные признаки — жёлтая окраска (**A**) и гладкая форма (**B**) семян. Каждое растение образует один сорт гамет по изучаемым аллелям. При слиянии этих гамет всё потомство будет единообразным.

При образовании гамет у дигибрида из каждой пары аллельных генов, расположенных в различных парах гомологичных хромосом, в гамету попадает только один, при этом вследствие случайности расхождения отцовских и материнских хромосом во время мейоза ген **A** может с равной вероятностью попасть в одну гамету с геном **B** или с геном **b**. Точно так же и ген **a** может объединиться в одной гамете с геном **B** или **b**. Поскольку в каждом организме образуется много половых клеток, в силу статистических закономерностей у гибрида — дигетерозиготного организма образуются четыре сорта гамет в одинаковом количестве (по 25%): **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**.

Во время оплодотворения каждая из четырёх типов гамет одного организма случайно встречается с любой из гамет другого организма. Все возможные сочетания мужских и женских гамет можно легко установить с помощью решётки Пеннета (рис. 9.10). Над решёткой по горизонтали выписывают гаметы одного родителя, а по левому краю решётки, по вертикали, — гаметы другого родителя. В квадратики же вписывают генотипы зигот, образующихся при слиянии гамет. Легко подсчитать, что по фенотипу потомство делится на четыре группы в следующем отношении: $\frac{9}{16}$ жёлтых гладких (оба доминантных признака): $\frac{3}{16}$ жёлтых морщинистых (первый признак — доминантный, второй — рецессивный): $\frac{3}{16}$ зелёных гладких (первый — рецессивный, второй — доминантный): $\frac{1}{16}$ зелёная морщинистая (оба признака рецессивны). Если учитывать результаты расщепления по каждой паре признаков в отдельности, то получится, что отношение числа жёлтых семян к числу зелёных и отношение числа гладких к числу морщинистых для каждой пары равно 3 : 1. Таким образом, в дигибридном скрещивании каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведёт себя так же, как при моногибридном скрещивании, т. е. независимо от другой пары признаков.

При оплодотворении гаметы соединяются по правилам случайных сочетаний, но с равной вероятностью для каждой. В образующихся зиготах возникают различные комбинации генов.

Независимое распределение признаков в потомстве и возникновение различных комбинаций генов, определяющее развитие этих признаков, при дигибридном скрещивании возможны лишь в том случае, если пары аллельных генов расположены в разных гомологичных хромосомах.

Теперь можно сформулировать *третий закон Менделя, или закон независимого комбинирования*: «При скрещивании двух организмов, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях».

На законах Менделя основан анализ расщепления и в более сложных случаях — при различиях особей по трём, четырём и более парам признаков.

Если родительские формы различаются по одной паре признаков, во втором поколении наблюдается расщепление 3 : 1, для дигибридного скре-

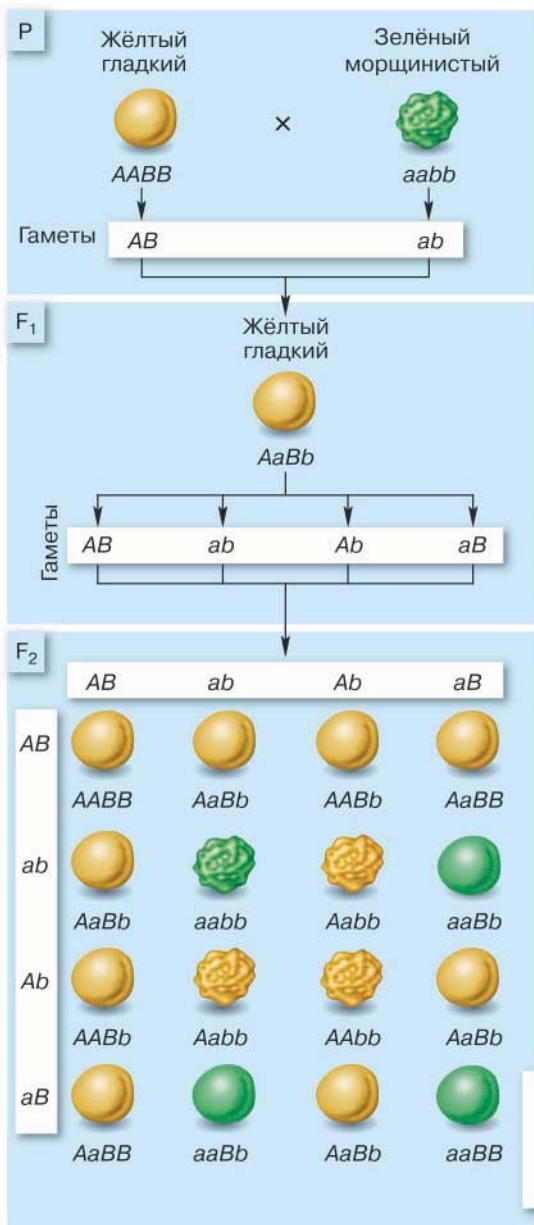


Рис. 9.10. Наследование окраски и формы семян у гороха:

A — жёлтая окраска; **a** — зелёная окраска; **B** — гладкая форма семян; **b** — морщинистая форма. В первом поколении гибридов (F_1) всё потомство единообразно — дигетерозиготно. При скрещивании гибридов в F_2 гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных вариантах

щивания это будет $9 : 3 : 3 : 1$. Можно рассчитать также число сортов гамет, образующихся у гибридов, используя специальную формулу.

У гетерозиготы **Aa** образуются два сорта гамет, или 2^1 — **A** и **a**.

У дигетерозиготы **AaBb** — четыре сорта гамет, или 2^2 — **AB**, **Ab**, **aB** и **ab**.

У тригетерозиготы **AaBbCc** — восемь сортов гамет, или 2^3 — **ABC**, **ABc**, **AbC**, **Abc**, **aBC**, **aBc**, **abC** и **abc**.

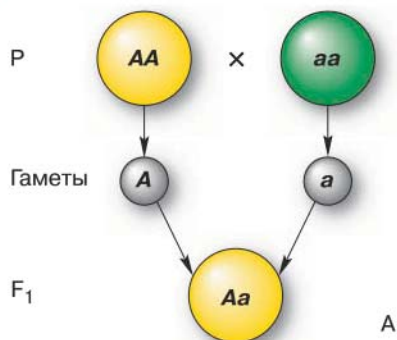
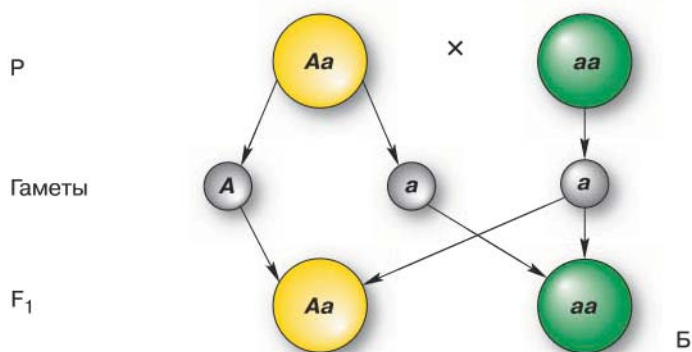


Рис. 9.11. Схемы анализирующего скрещивания при гомозиготности (А) и гетерозиготности (Б) исследуемого организма



Общая формула расчёта числа сортов гамет у полигибридов — 2^n , где n — число гетерозиготных пар генов в генотипе.

Анализирующее скрещивание. Разработанный Менделем гибридологический метод изучения наследственности позволяет установить, гомозиготен или гетерозиготен организм, имеющий доминантный фенотип по исследуемому гену (или исследуемым генам). Для этого скрещивают особь с неизвестным генотипом и организм, гомозиготный по рецессивной аллели (аллелям), имеющий рецессивный фенотип. Если доминантная особь гомо-

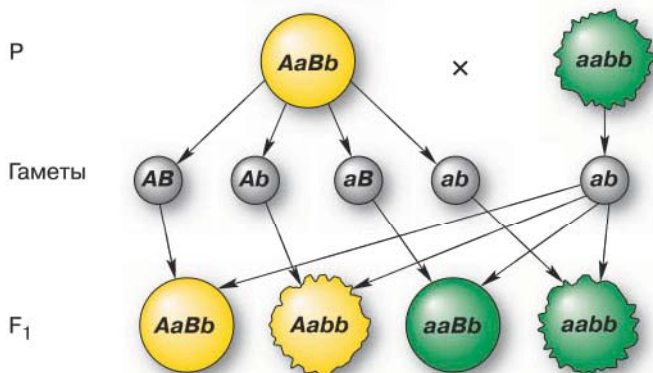


Рис. 9.12. Схемы анализирующего скрещивания при гетерозиготности исследуемого организма по двум парам признаков

зиготна, потомство от такого скрещивания будет единообразным и расщепления не произойдёт (рис. 9.11, А).

Иная картина получится, если исследуемый организм гетерозиготен. Расщепление произойдёт в отношении $1 : 1$ по фенотипу (рис. 9.11, Б). Такой результат скрещивания — прямое доказательство образования у одного из родителей двух сортов гамет, т. е. его гетерозиготности.

Схема анализирующего скрещивания при гетерозиготности исследуемого организма по двум парам генов приведена на рисунке 9.12.

В потомстве образуются четыре группы фенотипов в отношении $1 : 1 : 1 : 1$.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Гомозиготным называют организм, имеющий два одинаковых аллельных гена и образующий один сорт гамет по данной паре аллелей.
- Гетерозиготный организм содержит два различных варианта одной и той же аллели и образует два сорта гамет.
- Доминантный ген проявляется фенотипически как в гомо-, так и в гетерозиготном организме, а рецессивный — только в гомозиготном.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое гибридизация?
- 2 Какое скрещивание называют моногибридным; дигибридным?
- 3 Сформулируйте первый закон Менделя.
- 4 Что такое неполное доминирование? Приведите примеры.
- 5 Сформулируйте второй закон Менделя.
- 6 Что такое чистота гамет?
- 7 На каком явлении основан закон чистоты гамет?
- 8 Обоснуйте основные положения третьего закона Менделя.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Как Мендель проводил опыты по моногибридному и дигибридному скрещиванию растений гороха?
- 2 Что такое анализирующее скрещивание? Каким образом его можно использовать при анализе наследования признаков?



9.3. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование генов

Мендель проследил наследование только семи пар признаков у душистого горошка. В дальнейшем многие исследователи, изучая наследование разных признаков у самых разных видов организмов, подтвердили законы Менделя. Было признано, что эти законы носят всеобщий характер. Однако позже было замечено, что у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков — не дают независимого распределения в потомстве и потомки остаются похожими на родителей. Постепенно таких исключений из третьего закона Менделя накапливалось всё больше. Стало ясно, что принцип независимого распределения в потомстве и свободного комбинирования распространяется не на все гены. В самом деле, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико. Следовательно, в каждой хромосоме должно находиться много генов. К примеру, у человека на одну хромосому приходится в среднем более тысячи генов. Каковы же закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме? Этот вопрос был изучен выдающимся американским генетиком Томасом Морганом.

Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называется *сцепленным наследованием*, а локализация генов в одной хромосоме — *сцеплением генов*. Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.

Все гены, входящие в одну хромосому, как вы помните, передаются по наследству совместно и составляют *группу сцепления*. Поскольку в гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, группу сцепления образуют две гомологичные хромосомы. Число групп сцепления соответствует числу хромосом в гаплоидном наборе. Так, у человека 46 хромосом — 23 группы сцепления. У дрозофилы 8 хромосом — 4 группы сцепления, у гороха 14 хромосом — 7 групп сцепления.

Предположим, что два гена — **A** и **B** находятся в одной хромосоме и организм, взятый для скрещивания, гетерозиготен по этим генам. В анафазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы расходятся в разные клетки, и образуются два сорта гамет вместо четырёх, как должно было бы быть при дигибридном скрещивании в соответствии с третьим законом Менделя. При скрещивании с гомозиготным организмом, рецессивным по обоим генам — **aa** и **bb** (анализирующее скрещивание), получается расщепление 1 : 1 вместо ожидаемого при дигибридном анализирующем скрещивании 1 : 1 : 1 : 1.

Такое отклонение от независимого распределения означает, что гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно. Если при анализирующем скрещивании в случае сцепленного наследования в потомстве дигетерозиготного организма наблюдается расщепление в соотно-

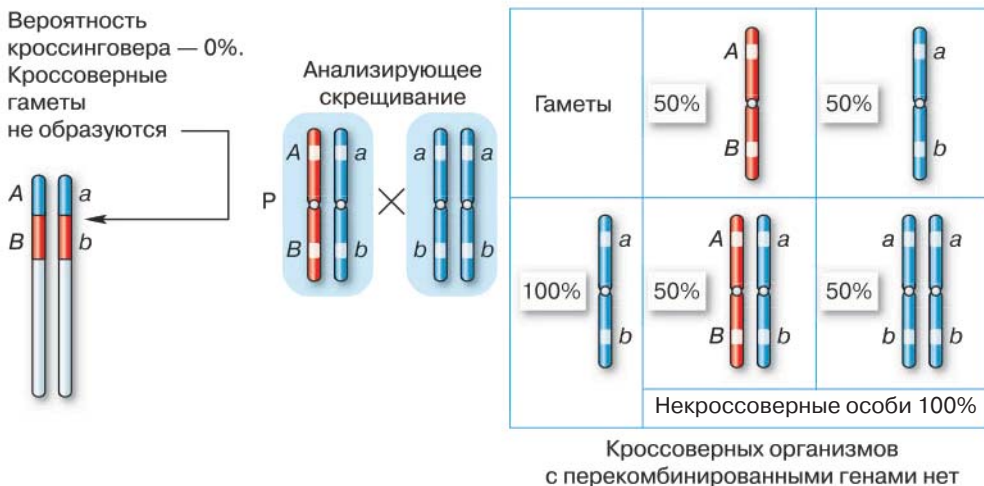


Рис. 9.13. Сцепление генов. Наследование генов, расположенных в хромосоме друг за другом. (На схеме скрещивания для удобства гены расположены иначе, чем на рисунке слева, где показано физическое расположение генов в хромосоме. Конечно, для наглядности размеры генов сильно преувеличены)

шении 1 : 1, то говорят о полном сцеплении генов. Это означает, что гены **A** и **B** (а также **a** и **b**) расположены в хромосоме непосредственно друг за другом и кроссинговер между ними практически невозможен (рис. 9.13). Обмен другими участками в данной паре гомологичных хромосом никак не скажется на наследовании генов **A** и **B** (**a** и **b**).

Однако при анализе наследования сцепленных генов было обнаружено, что в некотором проценте случаев, строго определённом для каждой пары генов, сцепление может нарушаться. Если в результате кроссинговера в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами **A** и **B**, появляются гаметы **Ab** и **aB**, и в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Различие заключается в том, что числовое отношение фенотипов в подавляющем большинстве случаев не соответствует отношению 1 : 1 : 1 : 1, установленному для дигибридного анализирующего скрещивания.

Рассматривая как раз такой редкий случай, как, например, характер наследования генов **A** и **C** (**a** и **c**), находящихся на разных концах плеч хромосом, мы будем наблюдать иную картину (рис. 9.14). Поскольку вероятность кроссинговера для целой хромосомы составляет 50%, то количество гамет, при образовании которых кроссинговера не было, составит лишь 50% (по 25% **AC** и **ac**). Эти гаметы получили название *некроссоверных*. В остальных 50% случаев появляются половые клетки с рекомбинированными генами (по 25% **aC** и **Ac**) — *кроссоверные гаметы*. Анализирующее скрещивание с таким организмом даст четыре группы потомков в соотношении 1 : 1 : 1 : 1, как при независимом наследовании.

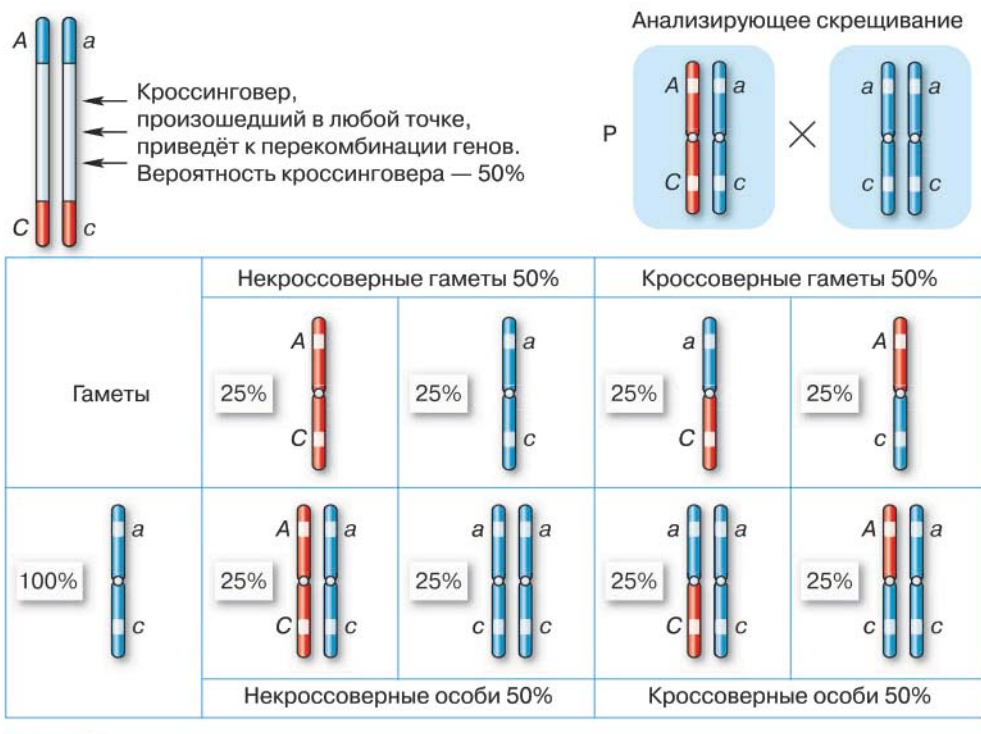


Рис. 9.14. Сцепление генов. Наследование генов, расположенных на разных концах плеч хромосомы. (На схеме скрещивания для удобства гены расположены иначе, чем на рисунке слева, где показано физическое расположение генов в хромосоме. Конечно, для наглядности размеры генов сильно преувеличены)

В третьей ситуации разместим ген **A** (**a**) на конце плеча хромосомы, а ген **D** (**d**) локализуем в её геометрической середине. В этом случае вероятность кроссинговера для участка хромосомы между этими генами составит $50\% : 2 = 25\%$ (рис. 9.15). Обмены участками в области хромосомы за геном **D** (**d**), как и в первом случае (ниже гена **B**), не окажут влияния на наследование генов данной пары. Таким образом, в 75% случаев образования гамет рекомбинирования не произойдёт, и некроссоверные гаметы будут выглядеть следующим образом: 37,5% **AD** и 37,5% **ad**. В 25% — кроссинговер «разлучит» гены **A** и **D** (**a** и **d**) — возникнут кроссоверные гаметы: 12,5% **aD** и 12,5% **Ad**. Сходное числовое соотношение получится и при анализирующем скрещивании в потомстве.

Таким образом, сцепление генов может быть полным и неполным. Причиной нарушения сцепления служит кроссинговер — перекрёст хромосом в профазе первого мейотического деления. Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекрёста между ними и тем больше процент гамет с рекомбинированными генами, а следо-

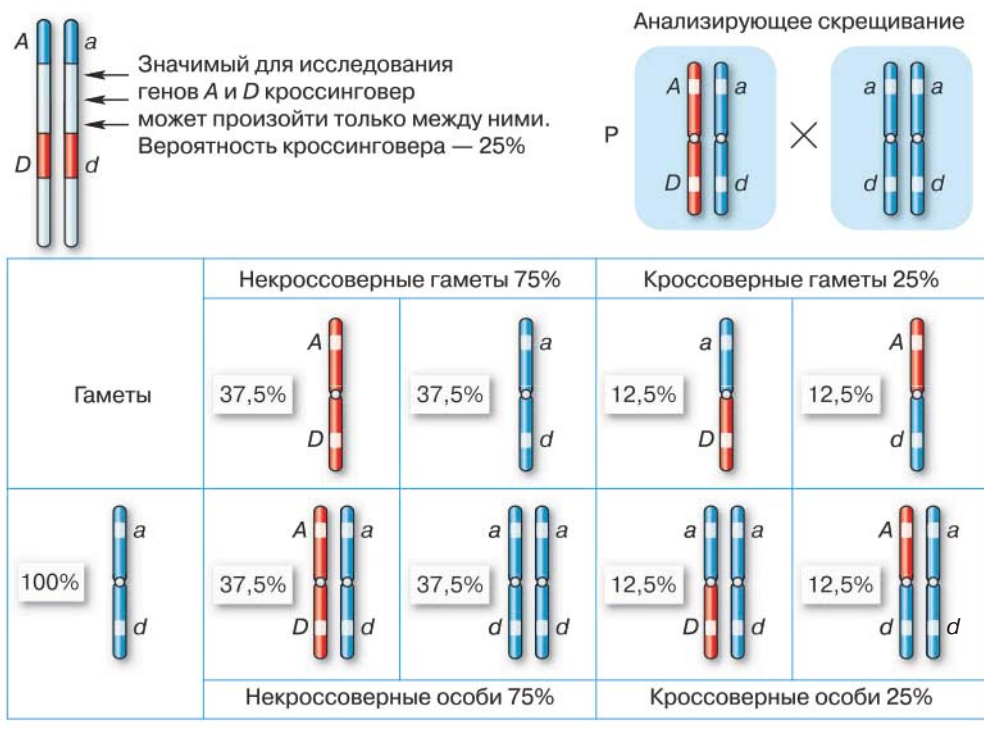


Рис. 9.15. Сцепление генов. Наследование генов, один из которых расположен на конце хромосомы, а другой — на её геометрической середине. (На схеме скрещивания для удобства гены расположены иначе, чем на рисунке слева, где показано физическое расположение генов в хромосоме. Конечно, для наглядности размеры генов сильно преувеличены)

вательно, и больший процент особей, отличающихся от родителей. В генетике принято оценивать расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме, в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла рекомбинация генов в гомологичных хромосомах. За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера. Такая единица в честь Т. Моргана получила название морганиды. Следовательно, в нашем первом примере при полном сцеплении генов расстояние между ними составляет 0 морганид, во втором — 50, а в последнем — 25 морганид.

Рассмотрим конкретный пример. У дрозофилы гены, определяющие цвет тела и размеры крыльев, расположены в одной хромосоме. Доминантный ген, обуславливающий развитие серой окраски тела, — *A*, преобладает над геном *a*, определяющим тёмную окраску. Ген *B* приводит к появлению нормальных, а *b* — рудиментарных крыльев у животного. Если скрестить гомозиготную мушку-дрозофилу, имеющую серое тело и нормальные крылья,

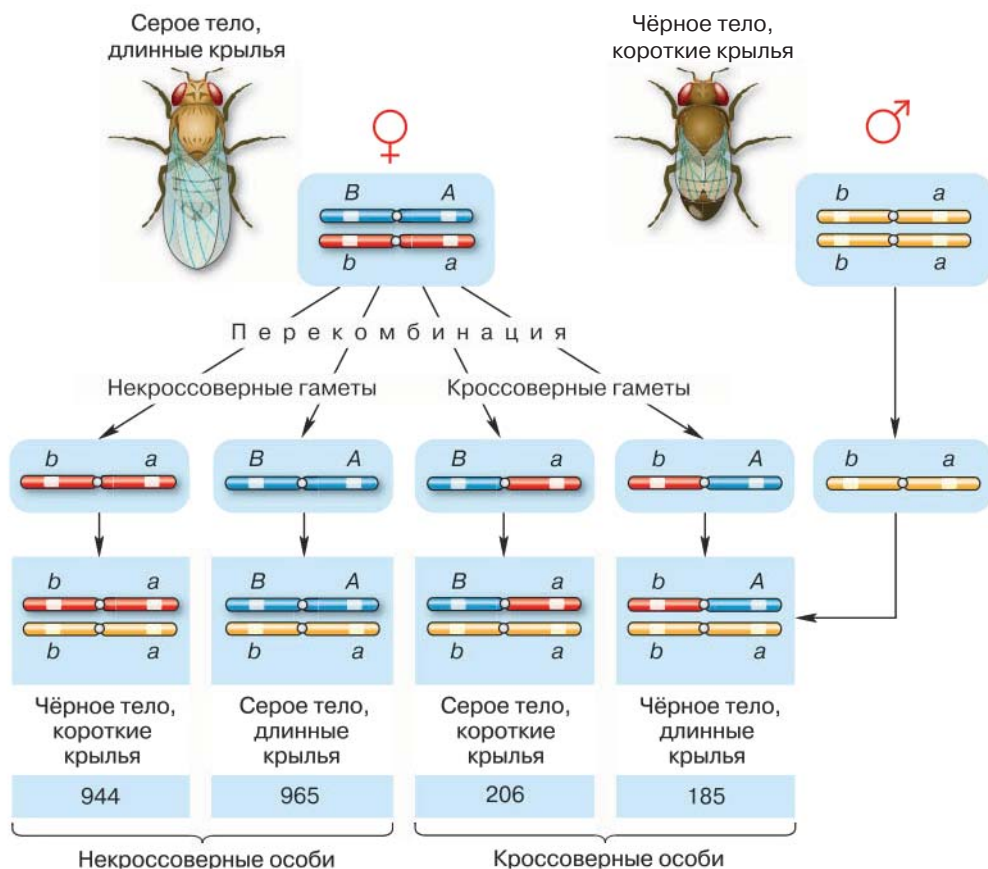


Рис. 9.16. Схема опыта Т. Моргана

с насекомым, обладающим тёмной окраской тела и зачаточными крыльями, то в первом поколении гибридов все мухи будут серыми с нормальными крыльями. Это гетерозиготы по двум парам аллельных генов, причём ген **A**, определяющий серую окраску брюшка, расположен в одной хромосоме с геном нормальных крыльев, а рецессивные гены этих пар находятся в другой гомологичной хромосоме.

При анализирующем скрещивании в потомстве дигетерозиготы в значительно меньшем количестве, чем особей, схожих по фенотипу с родителями, появляются серые мухи с рудиментарными крыльями и тёмноокрашенные мухи с нормальными крыльями (рис. 9.16). Возникновение организмов с такими комбинациями признаков в незначительном количестве (по 8,5% каждого типа) обусловлено нарушением сцепления генов. Таким образом, в приведённом примере расстояние между генами составило 17 морганид.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Т. Морган выявил закономерности наследования признаков, гены которых находятся в одной хромосоме.
- Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно.
- Кроссинговер — процесс, приводящий к возникновению новых комбинаций генов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что такое сцепление генов?
- 2 Что собой представляет группа сцепления? Какие хромосомы включают в одну группу сцепления?
- 3 Какие процессы могут нарушать сцепление генов?

9.4. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом

Проблема происхождения половых различий, механизмов определения пола и поддержания определённого соотношения полов в группах животных организмов очень важна и для теоретической биологии, и для практики. Достаточно сказать, что возможность искусственного регулирования пола животных была бы исключительно полезна для сельского хозяйства.

Пол у животных чаще всего определяется в момент оплодотворения. В этом случае важнейшая роль в генетическом определении пола принадлежит хромосомному набору зиготы.

Вспомним, что в наборе хромосом зиготы содержатся парные — гомологичные хромосомы, одинаковые по форме, размерам и содержащие одинаковые гены. На рисунке 9.17 изображён хромосомный набор человека — женщины и мужчины. В женском кариотипе все хромосомы парные. В мужском кариотипе всегда имеется одна крупная равноплечая непарная хромосома, не имеющая гомолога, и маленькая палочковидная хромосома, встречающаяся только в кариотипе мужчин. Таким образом, кариотип человека содержит 22 пары хромосом, одинаковых у мужского и женского организма, и одну пару хромосом, по которой различаются оба пола. Хромосомы, одинаковые у обоих полов, как вы помните, называют аутосомами. Хромосомы, отличающие мужской и женский пол друг от друга, называют половыми или гетерохромосомами. Половые хромосомы у женщин одинаковы, их называют X-хромосомами. У мужчин имеется одна X-хромосома

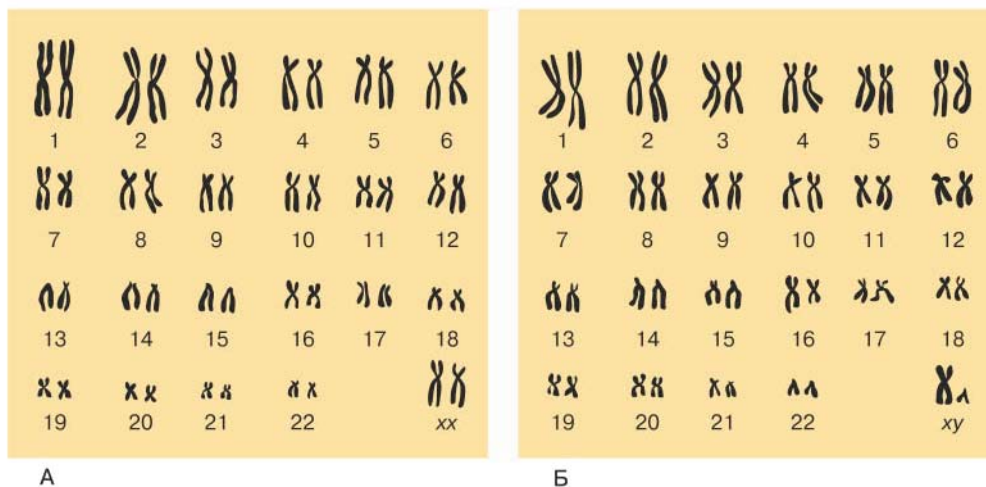


Рис. 9.17. Кариотип человека: А — женщины; Б — мужчины

и Y-хромосома. При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом. При этом все яйцеклетки имеют по одной X-хромосоме. Пол, который образуют гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют *гомогаметным* и обозначают как **XX**. Пол, который формирует гаметы, неодинаковые по половой хромосоме, — *гетерогаметный*, его обозначают как **XY**. При сперматогенезе получают гаметы двух сортов: половина несёт X-хромосому, половина — Y-хромосому.

У человека, дрозофилы и ряда других организмов гомогаметен женский пол, а у бабочек, пресмыкающихся, птиц — мужской. Кариотип петуха обозначают как **XX**, а кариотип курицы — **XY**.

У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, развивается женский организм. Следовательно, женщины имеют одну X-хромосому от отца и одну X-хромосому от матери. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим Y-хромосому, развивается мужской организм. Мужчина (**XY**) получает X-хромосому только от матери. Этим обусловлена особенность наследования генов, расположенных в половых хромосомах. Наследование признаков, гены которых находятся в X- или Y-хромосоме, называют *наследованием, сцепленным с полом*. Таким образом, сцеплением генов с полом называют локализацию генов в половых хромосомах. Распределение этих генов в потомстве должно соответствовать расхождению половых хромосом в мейозе и их сочетанию при оплодотворении.

Рассмотрим наследование генов, расположенных в X-хромосоме. Следует иметь в виду, что в половых хромосомах могут находиться и гены, не участвующие в развитии половых признаков. X-хромосома человека содержит ген, определяющий свёртываемость крови (**H**). Его рецессивная аллель (**h**) вызывает тяжёлое заболевание — гемофилию. В этой же хромосоме на-



Рис. 9.18. Упрощённая генетическая карта половых хромосом человека

ходятся гены, обуславливающие слепоту к красному и зелёному цвету (дальтонизм), форму и размер зубов, синтез ряда ферментов и т. д. (рис. 9.18).

В отличие от генов, локализованных в аутосомах, при сцеплении с полом может проявиться и рецессивный ген, имеющийся в генотипе в единственном числе. Это происходит в тех случаях, когда рецессивный ген, сцепленный с X-хромосомой, попадает в гетерогаметный организм. При кариотипе XY рецессивный ген в X-хромосоме проявляется фенотипически, поскольку Y-хромосома, несущая около 80 генов, негомологична крупной равноплечей X-хромосоме и не содержит доминантной аллели. Наследование сцепленного с полом гена дальтонизма изображено на рисунке 9.19 (аутосомы не показаны, поскольку по ним нет различий между мужским и женским организмом).

Наследование гемофилии представлено на рисунке 9.20 на примере брака женщины — носительницы гена гемофилии ($X^H X^h$) со здоровым мужчиной. Половина мальчиков от такого брака будет страдать гемофилией. При локализации гена в Y-хромосоме признаки передаются только от отца к сыну.

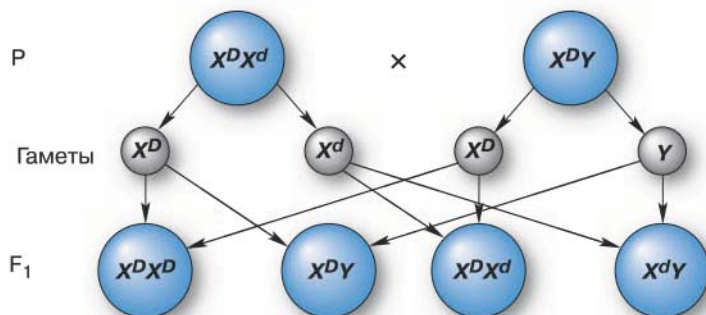


Рис. 9.19. Схема наследования дальтонизма: D — нормальное зрение; d — дальтонизм

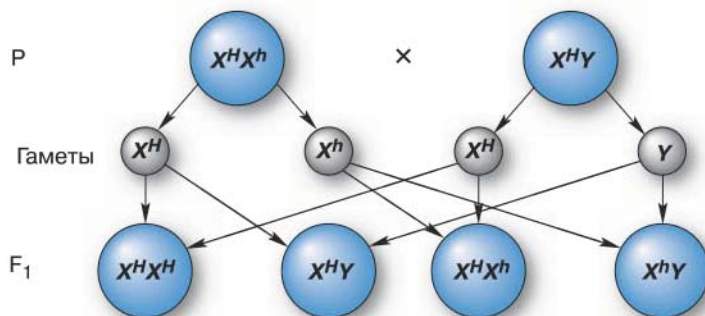


Рис. 9.20. Схема наследования гемофилии: **H** — нормальная свёртываемость крови; **h** — гемофилия

В настоящее время изучено наследование многих нормальных и патологических признаков у человека. В таблице 9.20 приведены некоторые из них.

Таблица 9.2

Наследование признаков у человека

Признаки	Доминантные	Рецессивные	Сцепленные с полом
Размер глаз	Большие	Маленькие	—
Форма волос	Курчавые	Прямые	—
Оволосение	Раннее облысение	Норма	—
Цвет волос	Не рыжие	Рыжие	—
Цвет глаз	Карие	Голубые или серые	—
Пигментирование кожи лица	Веснушки	Отсутствие веснушек	—
Рост	Карликовость	Нормальный рост	—
Количество пальцев	Полидактилия (лишние пальцы)	Нормальное число пальцев	—
Зубы	Отсутствие зубов	Норма	—
Свёртываемость крови	Нормальная свёртываемость	Гемофилия	X-хромосома
Ногти на пальцах	Отсутствие ногтей	Норма	—
Острота зрения	Близорукость	Норма	—
Длина ресниц	Длинные	Короткие	—

Окончание табл. 9.2

Признаки	Доминантные	Рецессивные	Сцепленные с полом
Сумеречное зрение	Куриная слепота	Нормальное зрение	—
Цветовое зрение	Нормальное цветовое зрение	Цветовая слепота	X-хромосома
Длина подбородка	Длинный	Короткий	—
Геморрагический диагноз	Кровоточивость	Норма	X-хромосома Y-хромосома
Судорожные расстройства	Судороги	Норма	X-хромосома Y-хромосома
Тембр голоса	Бас (у мужчин) Сопрано (у женщин)	Тенор (у мужчин) Альт (у женщин)	—

Меры профилактики наследственных заболеваний человека. Природа большинства наследственных заболеваний человека заключена в мутациях — изменениях структуры генов, хромосом, а также в нарушении числа хромосом в кариотипе. Исходя из этого, профилактикой наследственной патологии такого рода должны быть мероприятия, связанные с защитой среды обитания человека от мутагенных веществ и факторов. Мутагенными, т. е. вызывающими мутации, могут быть по сути любые физические или химические факторы, концентрация или доза которых приводит к нарушению постоянства внутренней среды — гомеостаза организма. В подобных ситуациях и возникают нарушения редупликации ДНК, расхождения хромосом — мутации. Причём чем менее физиологичен фактор среды, тем выше его мутагенный эффект. Например, дозы ультрафиолета, приводящие к мутациям, относительно высоки, а при воздействии рентгеновского излучения достаточно небольшого и непродолжительного воздействия, чтобы резко повысить частоту мутаций в эксперименте. То же касается и химических веществ: углекислый газ сам по себе, даже в значительных концентрациях угнетая жизнедеятельность организма, мутаций не вызывает, а вот компоненты смолы табака — сильнейшие мутагены. Таким образом, профилактика наследственных заболеваний человека должна включать меры по предотвращению загрязнения окружающей среды.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Кариотип подавляющего большинства видов живых организмов включает аутосомы — хромосомы, одинаковые у представителей обоих полов, и гетерохромосомы, по которым оба пола отличаются друг от друга.
- В половых хромосомах помимо генов, определяющих половую принадлежность, содержатся гены, не имеющие отношения к признакам того или иного пола.
- Аллельные гены в X- и Y-хромосомах наследуются в соответствии с законами Менделя.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие хромосомы называют половыми?
- 2 Какой пол называют гомогаметным; гетерогаметным? Приведите примеры.
- 3 Что такое сцепление генов с полом?
- 4 Приведите примеры наследования гена, сцепленного с полом.
- 5 Почему рецессивные гены, локализованные в X-хромосоме человека, у мужчин проявляются в виде признака?
- 6 Приведите примеры доминантных и рецессивных признаков у человека.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Какой пол является гомогаметным и гетерогаметным у представителей различных групп животных (млекопитающих, пресмыкающихся, птиц)?
- 2 Каким образом происходит определение пола будущего организма?
- 3 Вспомните, какие гены, не имеющие отношения к полу, расположены в половых хромосомах.

9.5. Генотип как целостная система. Взаимодействие генов

Гены представляют собой структурные и функциональные единицы наследственности. В перечисленных выше примерах гены ведут себя действительно как отдельные единицы, т. е. каждый из них определяет развитие одного какого-то признака, независимого от других. Поэтому может сложиться впечатление, что генотип — механическая совокупность генов, а фенотип — мозаика отдельных признаков. На самом деле это не так. Если и отдельная клетка, и организм являются целостными системами, где все биохимические и физиологические процессы строго согласованы и взаимосвязаны, то прежде всего потому, что генотип — это система взаимодействующих генов.

Взаимодействуют друг с другом как аллельные, так и неаллельные гены, расположенные в различных локусах одних и тех же и разных хромосом.

9.5.1. Взаимодействие аллельных генов

Аллельные гены вступают в отношения типа доминантности-рецессивности. Различают полное и неполное доминирование. Встречаются также и иные формы взаимоотношений аллельных генов между собой. Одна из



Рис. 9.21. Наследование рисунка листовой пластинки у белого клевера по принципу кодоминирования

них — *кодоминирование* — допускает проявление сразу двух аллельных генов. Примерами кодоминирования являются наследование групп крови у человека в системах АВ0 и MN, наследование рисунка листовой пластинки у белого клевера (рис. 9.21) и др.

Другая — *сверхдоминирование* — выражается в большей степени выраженности признака у гетерозиготных организмов и служит основой *гетерозиса* — явления гибридной силы. Гетерозис проявляется в повышенной жизнеспособности и большей плодовитости полигетерозигот.

9.5.2. Взаимодействие неаллельных генов

Известно много примеров, когда гены влияют на характер проявления определённого неаллельного гена или на саму возможность проявления этого гена.

Комплементарность. При комплементарности взаимодействие выражается в двух формах. Первый пример взаимодействия двух пар генов — наследование формы гребня у кур некоторых пород — проявляется в новообразовании признака. В результате различных комбинаций этих генов возникают четыре варианта формы гребня (рис. 9.22). Аналогичным образом наследуется окраска плодов у перца (рис. 9.23).

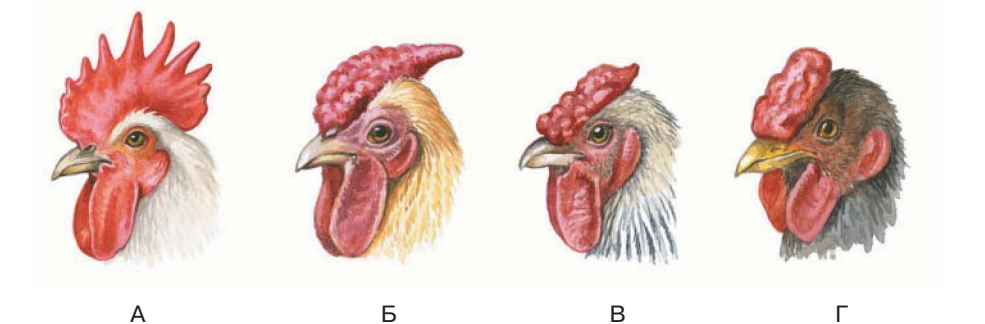


Рис. 9.22. Формы гребня у петухов: А — простой ($aabb$); Б — розовидный ($AAbb$ или $Aabb$); В — гороховидный ($aaBB$ или $aabB$); Г — ореховидный ($AABB$ или $AaBb$)

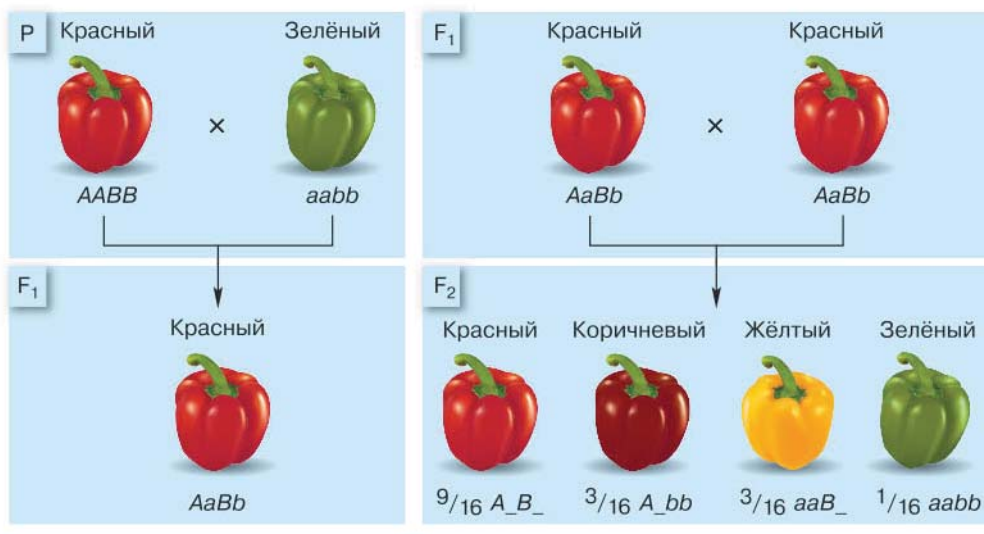


Рис. 9.23. Взаимодействие неаллельных генов. Комплементарность

У душистого горошка комплементарность выражается в дополняющем действии генов разных аллельных пар. Ген **A** обуславливает синтез бесцветного предшественника пигмента — пропигмента. Ген **B** определяет синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент. Цветки душистого горошка с генотипом *aaBB* и *AAbb* имеют белый цвет: в первом случае есть фермент, но нет пропигмента, во втором — есть пропигмент, но нет фермента, переводящего пропигмент в пигмент. Проведём скрещивание двух растений душистого горошка с белыми цветками. У дигетерозиготных растений есть и пропигмент (**A**), и фермент (**B**), участвующие в образовании пурпурного пигмента. Формирование такого, казалось бы, элементарного признака, как окраска цветков, зависит от взаимодействия по крайней мере двух неаллельных генов, продукты которых взаимно дополняют друг друга. Комплементарные взаимодействия генов широко представлены в генотипах всех без исключения организмов, так как оно обеспечивает каскадное, многоэтапное течение различных биохимических превращений.

Эпистаз. Пример другой формы взаимодействия неаллельных генов — эпистаза — развитие окраски плодов у тыквы (рис. 9.24). Окрашенными плоды тыквы будут только в том случае, если в генотипе растений отсутствует доминантный ген **B** из другой аллельной пары. Этот ген подавляет развитие окраски у плодов тыквы, а его рецессивная аллель **b** не мешает окраске развиваться.

Полимерия. Такие формы взаимодействия неаллельных генов, как взаимодополняемость их действия или подавление одним геном неаллельного



Рис. 9.24. Взаимодействие неаллельных генов. Эпистаз

ему гена, касаются качественных признаков. Но многие свойства организмов — масса, рост животных, яйценоскость кур, жирность молока и его количество у скота, содержание витаминов в растениях и т. п. — не являются альтернативными. Такие признаки называют количественными. Они определяются неаллельными генами, действующими на один и тот же признак или свойство. Чем больше в генотипе доминантных генов, обуславливающих какой-либо признак, тем ярче этот признак развивается. У пшеницы красный цвет зёрен определяется двумя генами: A_1 , A_2 (рис. 9.25). Неаллельные гены обозначены здесь одной буквой $A(a)$, потому что определяют развитие одного признака. При генотипе $A_1A_1A_2A_2$ окраска зёрен наиболее интенсивная, при генотипе $a_1a_1a_2a_2$ они имеют белый цвет.

В зависимости от числа доминантных генов в генотипе можно получить все переходы между интенсивно красной и белой окраской.

Количество пигмента в коже человека также зависит от числа доминантных неаллельных генов, действующих в одном направлении. По типу такого взаимодействия наследуются многие хозяйственно ценные признаки животных и растений: содержание сахара в корнеплодах овощных культур, длина колоса у зерновых злаков, длина початка у кукурузы, плодовитость у рогатого скота и др.

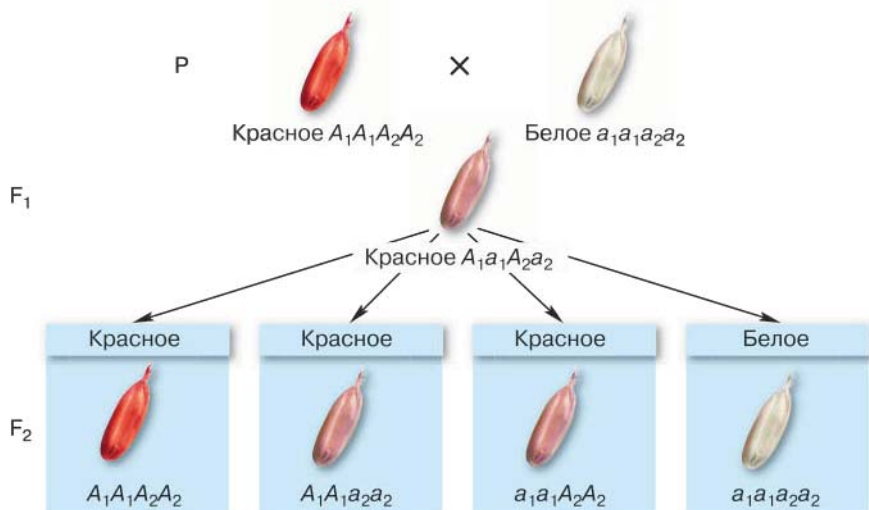


Рис. 9.25. Взаимодействие неаллельных генов. Полимерия

Таким образом, многие признаки развиваются при взаимодействии нескольких пар генов — полимерных, действующих в одном направлении.

Плейотропное действие генов. Часто встречаются и ситуации, когда один ген определяет развитие нескольких признаков и свойств организмов. Такое явление получило название *плейотропии* (от греч. *pleion* — многочисленный и *tropos* — направление). Так, например, у человека известен ген, определяющий одновременно развитие дефекта ногтей и коленной чашечки. У мышей встречается мутантный ген, вызывающий недоразвитие всех костей, и т. д. В основе плейотропного действия гена лежит его раннее проявление в онтогенезе.

Итак, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов (генотипической среды) и времени его экспрессии в онтогенезе.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Генотип организма представляет собой систему взаимодействующих генов.
- Аллельные гены взаимодействуют между собой по принципу полного и неполного доминирования, кодоминирования и сверхдоминирования.
- Некоторые гены могут оказывать влияние на развитие многих признаков, проявляя плейотропное действие.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие из исследованных Г. Менделем признаков гороха наследуются как доминантные?
- 2 Приведите примеры влияния генов на проявление других, неаллельных генов.
- 3 Как взаимодействуют между собой различные варианты генов, входящие в серию множественных аллелей?
- 4 Охарактеризуйте формы взаимодействия неаллельных генов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 От чего зависит разнообразие генофонда вида? Приведите примеры взаимодействия аллельных генов в сериях множественных аллелей.
- 2 Как сказывается на структурно-функциональной организации время вступления гена в действие в онтогенезе?
- 3 Каким образом определяется наследование количественных признаков у живых организмов?

Обзор пройденного материала главы 9

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Первые попытки экспериментального решения проблем, связанных с передачей признаков из поколения в поколение, предпринимались уже в XVIII в.

Честь открытия количественных закономерностей наследования признаков принадлежит чешскому ботанику-любителю Грегору Менделю. Метод Менделя получил название гибридологического.

Скрещивание двух организмов называют гибридизацией, потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью — гибридным, а отдельную особь — гибридом.

При скрещивании двух организмов, относящихся к разным чистым линиям (двух гомозиготных организмов), отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, всё первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести признак одного из родителей. (Первый закон Менделя.)

Множественный аллелизм характеризует разнообразие генофонда (генофонд — совокупность всех вариантов каждого из генов, входящих в состав генотипов определённой группы особей или вида в целом), т. е. является видовым, а не индивидуальным признаком.

При скрещивании двух потомков первого поколения между собой (двух гетерозиготных особей) во втором поколении наблюдается расщепление в определённом числовом соотношении: по фенотипу 3 : 1, по генотипу 1 : 2 : 1. (Второй закон Менделя.)

При образовании половых клеток в каждую гамету попадает только один ген из каждой аллельной пары. (Закон чистоты гамет.)

При скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях. (Третий закон Менделя.)

Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.

У человека решающую роль в определении пола играет Y-хромосома. Если яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом, несущим X-хромосому, развивается женский организм. Если же в яйцеклетку проникает сперматозоид, содержащий Y-хромосому, развивается мужской организм.

Генотип — это система взаимодействующих генов. Взаимодействуют друг с другом как аллельные, так и неаллельные гены, расположенные в различных локусах одних и тех же и разных хромосом.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Генетик — учёный, изучающий законы и механизмы наследственности и изменчивости. Методы генетики играют важную роль в медицине, сельском хозяйстве, микробиологической промышленности, а также в генной инженерии. Наука генетика подразделяется на генетику растений, животных, микроорганизм человека и др. Генетики могут в своих исследованиях пользоваться методиками смежных дисциплин. В зависимости от этого различают молекулярную генетику, экологическую генетику и др. Наиболее близкая к насущным проблемам людей — медицинская генетика. Специалисты этой профессии изучают зависимость заболеваний от генетической предрасположенности и условий окружающей среды. Это необходимо для профилактики и лечения наследственных болезней. Генетические исследования проводятся не только в интересах науки. Они бывают востребованы в криминалистике — для установления личности преступника, оставившего следы на месте преступления (пот, кровь и пр.). Также генетические исследования проводят при беременности — для выявления возможной патологии плода.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Чем можно объяснить явление кодоминирования при наследовании групп крови у человека?
2. Каким образом сверхдоминирование определяет явление гетерозиса — гибридной силы у гетерозигот?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как можно использовать в практической деятельности явление гетерозиса?
2. Каким образом знание о полимерном действии генов применимо в малом производственном сельском хозяйстве?

ЗАДАНИЯ

1. Составьте родословную собственной семьи, отмечая признаки и свойства, наиболее характерные для ваших родственников.
2. Проанализируйте признаки и свойства растений на вашем приусадебном участке и ваших домашних животных, выявив их доминантные и рецессивные признаки и свойства (используйте определители).

Закономерности изменчивости

Когда мы сравниваем между собой... разновидности... наиболее древних наших домашних животных или культурных растений, — нас прежде всего поражает то обстоятельство, что они различаются между собой более, чем представители одного и того же вида в естественном состоянии.

Ч. Дарвин



В этой главе рассказывается об изменчивости — одном из важнейших свойств живых организмов, благодаря которому отдельные организмы не похожи друг на друга. Вы узнаете свойства мутационной и комбинативной изменчивости, познакомитесь со значением модификаций.

Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость, в частности наследственная, является основой для естественного отбора и эволюции организмов и отражает взаимосвязь организма с внешней средой. Различают наследственную, или генотипическую, и ненаследственную, или модификационную, изменчивость.

10.1. Наследственная (генотипическая) изменчивость

К наследственной изменчивости относят такие изменения признаков организма, которые определяются генотипом и сохраняются в ряду поколений. Иногда это крупные, хорошо заметные изменения, например

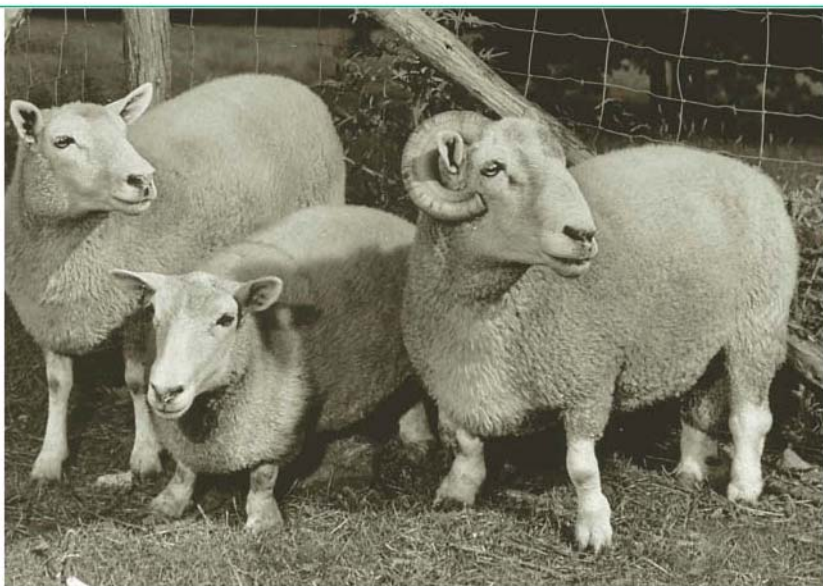


Рис. 10.1. Анконская мутация у овец. Справа и в центре — коротконогие баран и овца, слева — овца с ногами нормальной длины

коротконогость у овец (рис. 10.1), отсутствие оперения у кур (рис. 10.2), раздвоенные пальцы у кошек, отсутствие пигмента (альбинизм), короткопалость (брахидактилия) у человека (рис. 10.3). Вследствие внезапных изменений, стойко передающихся по наследству, возникли карликовый сорт душистого горошка, растения с махровыми цветками. Чаще же это мелкие, едва заметные отклонения от нормы. Наследственные изменения генетического материала называют *мутациями* (от лат. *mutation* — изменение).



Рис. 10.2. Отсутствие оперения у кур, вызванное мутацией: А — оперённый и неоперённый цыплята; Б — петух с неоперённой шеей

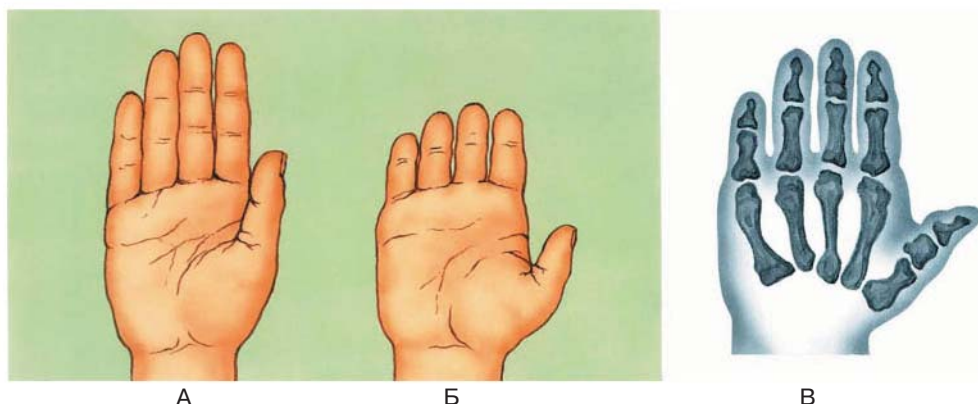


Рис. 10.3. Короткопалость у человека: слева — внешний вид нормальной кисти (А) и кисти больного брахидактилией (Б), справа — рентгенограмма, показывающая, что короткопалость обусловлена слиянием двух фаланг пальцев (В)

Однако бесконечное разнообразие живых организмов и уникальность каждого генотипа обусловлены *комбинативной изменчивостью* — перегруппировкой хромосом в процессе полового размножения и участков хромосом в процессе кроссинговера. При этом типе изменчивости структура самих генов и хромосом остаётся такой же, но меняются сочетания наследственных задатков и характер их взаимодействия в генотипе.

Дарвин называл наследственную изменчивость неопределённой, индивидуальной изменчивостью, подчёркивая тем самым её случайный, ненаправленный характер и относительную редкость возникновения.

10.1.1. Мутационная изменчивость

Мутации возникают вследствие изменения структуры гена (т. е. последовательности нуклеотидов в ДНК) или хромосом, а также числа хромосом в кариотипе и служат единственным источником генетического разнообразия внутри вида. Благодаря мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие резерв наследственной изменчивости. Мутации по уровню их возникновения подразделяют на генные, хромосомные и геномные. Встречаются мутации и в ДНК органоидов: митохондрий и пластид.

Генные мутации. Генные, или точковые, мутации обусловлены заменой, вставкой или выпадением одного или нескольких нуклеотидов в пределах гена.

Рассмотрим, какие последствия может иметь замена одного нуклеотида на другой. Во-первых, подобная мутация может ни к чему не привести, так как благодаря избыточности генетического кода, замены нуклеотидов, не изменяющие смысла кодона, не приводят к изменению последовательности аминокислот в синтезируемом белке. Во-вторых, если смысл кодона

меняется, то в белковой цепи на месте одной аминокислоты появляется другая. В результате изменяется функциональная активность белка, причём такие изменения могут иметь неодинаковые последствия: от небольшого понижения или повышения активности фермента до полной утраты белковой молекулой возможности выполнять прежние функции. Например, замена нуклеотида в гене, определяющем структуру одной из полипептидных цепей молекулы гемоглобина, приводит к развитию серповидно-клеточной анемии. Эритроциты, несущие такой дефектный гемоглобин, приобретают форму серпа, в результате чего резко снижается возможность переноса ими кислорода. Наконец, в-третьих, замена нуклеотида может сопровождаться возникновением стоп-триплета, обрывающего процесс трансляции и прекращение образования белковой молекулы.

Изменение размера гена в организме, возникающее в результате вставки или выпадения нуклеотидов, всегда связано с выраженными последствиями. При этом изменяется рамка считывания и вследствие этого вся последовательность аминокислот. Образуется другой полипептид, неспособный выполнять функции первоначально зашифрованной в гене молекулы.

Хромосомные мутации. Изменения структуры хромосом называют хромосомными мутациями. Причиной хромосомных перестроек является отрыв участка хромосомы, часто происходящий при нарушениях кроссинговера, в результате воздействия физических или химических мутагенов. Кроме того, разрыв хромосомы может произойти вследствие перемещения транспозонов и ретротранспозонов. Последствия разрыва хромосомы различны в зависимости от судьбы отделившейся части хромосомы. В одних случаях она может быть утрачена безвозвратно во время деления клетки, так как не имеет центромерного участка и не присоединяется к микротрубочкам веретена деления. Если в утраченный участок входят жизненно важные гены, то такая мутация может привести организм к гибели. Например, потеря небольшой части 21-й хромосомы у человека служит причиной развития у детей тяжёлого заболевания — острого лейкоза. В других случаях оторвавшийся участок может присоединиться к другой, в том числе негомологичной, хромосоме. В результате этого возникает новая группа сцепления, изменяющая характер взаимодействия генов. Особая форма хромосомных мутаций заключается в удвоении участка и включении его в хромосому. В подобных ситуациях увеличивается доза (количество) отдельных генов, часто ведущая к нарушениям генетического баланса и негативно сказывающаяся на жизнеспособности организма.

Геномные мутации. К мутациям относятся также изменения кариотипа, кратные или некратные гаплоидному числу хромосом. Вследствие нерасхождения какой-либо пары гомологичных хромосом в мейозе одна из образовавшихся гамет содержит на одну хромосому меньше, а другая — на одну хромосому больше, чем в нормальном гаплоидном наборе. Такая мутация называется *анеуплоидией* (от греч. *an* — отрицательная частица, *eu* — хорошо, вполне, *ploos* — кратный и *eidos* — вид) ($n \pm 1$). Слияние с нормальной гаплоидной гаметой при оплодотворении приводит к образованию зиготы с

меньшим или большим числом хромосом по сравнению с диплоидным набором, характерным для данного вида ($2n \pm 1$). В таких случаях нарушение генного баланса сопровождается нарушением развития. Известный пример — болезнь Дауна у человека, причина которой — присутствие в кариотипе трёх хромосом 21-й пары (рис. 10.4).

У простейших и у растений часто наблюдается увеличение числа хромосом, кратное гаплоидному набору. Такое изменение хромосомного набора носит название *полиплоидии*. Степень её бывает различной. У простейших число хромосом может увеличиваться в несколько сотен раз. Широко распространена полиплоидия у высших растений. С увеличением числа хромосомных наборов в кариотипе возрастает надёжность генетической системы, уменьшается опасность снижения жизнеспособности в случае мутации. Полиплоидия нередко повышает жизнеспособность, плодовитость и другие жизненно важные свойства растения. В растениеводстве этим пользуются, искусственно получая полиплоидные сорта культурных растений, которые отличаются высокой продуктивностью (рис. 10.5). У высших животных, например у млекопитающих, полиплоидия встречается лишь в некоторых тканях, например в клетках печени, а полиплоидность или гаплоидность всего организма вообще несовместима с жизнью.

Классификация мутаций. Мутации можно объединять в группы — классифицировать по характеру проявления или по уровню их возникновения. Принципиальной разницы между мутациями, отнесёнными к той или иной группе, нет, так как их объединяют, исходя из соображений удобства.

Мутации по характеру проявления бывают доминантными и рецессивными. Большинство из них рецессивны и не проявляются у гетерозигот. Это обстоятельство очень важно для существования вида. Мутации оказываются, как правило, вредными, поскольку вносят нарушения в тонко сбалансированную систему биохимических превращений клетки и организма в це-



Рис. 10.4. Юноша с синдромом Дауна

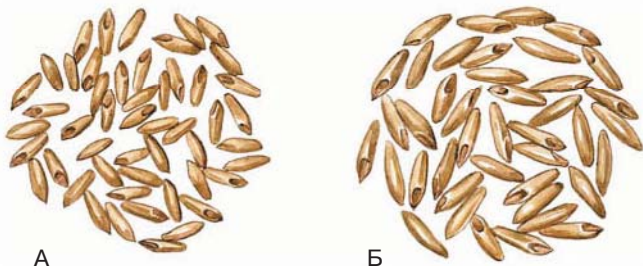


Рис. 10.5. Семена ржи:
А — диплоидный сорт ($2n = 14$); Б — тетраплоидный сорт ($4n = 28$)

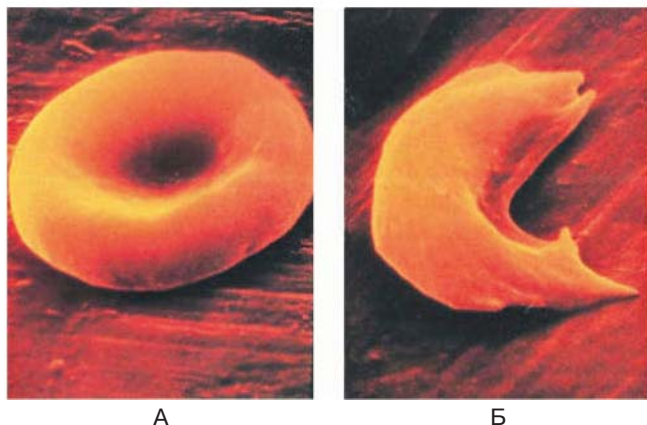


Рис. 10.6. Летальная мутация: А — нормальный эритроцит человека; Б — эритроцит больного серповидно-клеточной анемией

лом. Обладатели вредных доминантных мутаций, сразу же проявляющихся в гомо- и гетерозиготном организме, часто оказываются нежизнеспособными и погибают на самых ранних этапах онтогенеза.

При изменении условий внешней среды, в новой обстановке, некоторые ранее вредные рецессивные мутации, составляющие резерв наследственной изменчивости, могут оказаться полезными, и носители таких изменений получают преимущество в процессе естественного отбора.

Мутации нередко понижают жизнеспособность или плодовитость особи. Мутации, резко снижающие жизнеспособность, частично или полностью останавливающие развитие, называют полулетальными, а несовместимые с жизнью — летальными. У человека к ним относится рецессивный ген гемофилии, причём у мужчин он носит полулетальный характер, а гомозиготные женщины оказываются нежизнеспособными. Другим примером подобного рода мутаций является серповидно-клеточная анемия (рис. 10.6).

Также мутации классифицируют по месту их возникновения. Мутация, возникшая в половых клетках, не влияет на признаки данного организма, а проявляется только в следующем поколении. Такие мутации называют генеративными. Если изменяются гены в соматических клетках, такие мутации проявляются у данного организма и не передаются потомству при половом размножении. Но при бесполом размножении, если организм развивается из клетки или группы клеток, имеющих изменившийся ген, он будет передаваться потомству. Такие мутации называют соматическими. В растениеводстве соматические мутации используют для выведения новых сортов культурных растений. Пример соматической мутации у млекопитающих — изредка встречающееся чёрное пятно на фоне коричневой окраски шерсти у каракулевых овец.

Свойства мутаций.

1. Мутации возникают внезапно, скачкообразно.
2. Мутации наследственны, т. е. стойко передаются из поколения в поколение.
3. Мутации случайны и не направлены факторами среды. Мутировать может любой ген, вызывая изменение как незначительных, так и жизненно важных признаков.

4. Одни и те же мутации могут возникать повторно.

5. По своему проявлению мутации могут быть полезными и вредными, доминантными и рецессивными.

Способность к мутированию — одно из свойств гена. Каждая отдельная мутация вызывается какой-то причиной, но в большинстве случаев эти причины неизвестны. Мутации связаны с изменениями во внешней среде. Это убедительно доказывается тем, что путём воздействия внешними факторами удаётся резко повысить их число. Факторы, резко повышающие частоту мутаций, называют мутагенами.

Впервые в опыте резкое повышение частоты наследственных изменений было получено с помощью рентгеновских лучей. Под их влиянием число возникающих мутаций удалось повысить более чем в 150 раз. Экспериментально мутации вызваны у самых разных организмов: от бактерий и вирусов до цветковых растений и млекопитающих. Кроме лучей рентгена и других форм ионизирующей радиации, изменения структуры наследственного материала мутации могут быть обусловлены химическими и физическими воздействиями: температурой, изменением газового режима, влажности и т. п. Влияния, затрагивающие процессы обмена веществ, особенно синтез ДНК, резко увеличивают частоту возникновения мутаций. Экспериментально вызываемые наследственные отклонения носят ненаправленный характер так же, как и естественные мутации. Их получение имеет и практическое значение, так как повышает генетическое разнообразие внутри популяции или вида культурных растений, домашних животных и микроорганизмов, создавая материал для искусственного отбора.

10.1.2. Комбинативная изменчивость

Изменчивость может быть обусловлена не только мутациями, но и сочетаниями отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определённых признаков и свойств организма, появлению новых свойств. Такой тип изменчивости называют *комбинативной наследственной изменчивостью*.

Комбинативная изменчивость — источник бесконечно большого наследственного разнообразия, наблюдаемого у представителей любой систематической группы живых организмов. В основе возникновения различных комбинаций генов в генотипах организмов лежит половое размножение, вследствие которого возникает огромное разнообразие форм организмов.

Когда же и как возникают новые комбинации генов?

Вспомним мейоз — процесс созревания при образовании половых клеток. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы обмениваются участками. Это первый уровень появления новых сочетаний генов при рекомбинации генов в группах сцепления вследствие кроссинговера. Впоследствии во время независимого расхождения гомологичных хромосом в первом и дочерних хромосом во втором делении мейоза наблюдается фантастическое число комбинаций. Для каждого человека, имеющего 46 хромосом, оно составляет 2^{23} вариантов при учёте

только одной пары аллельных генов в каждой из двух гомологичных хромосом, а для пары родителей — 2^{46} . Последний уровень проявления вновь образованных комбинаций можно наблюдать при слиянии половых клеток, принадлежащих разным организмам.

Все эти преобразования генома, не изменяя самих генов и хромосом, меняют характер взаимодействия генов, создавая бесчисленное множество уникальных генотипов.

Из анализа расщепления независимого комбинирования генов, а также их взаимодействия видно, что в результате этих процессов могут возникать новые наследственные признаки, играющие существенную роль в эволюционном процессе, как механизм, обеспечивающий сочетание наиболее приспособительных признаков и свойств для выживания организмов.

Комбинативная изменчивость активно используется человеком в селекционной практике (см. гл. 11).

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Изменчивость представляет собой всеобщее свойство живых организмов приобретать новые признаки и свойства.
- Мутациями называют изменения структуры наследственного материала на разных уровнях его организации.
- Комбинативная изменчивость приводит к образованию уникальных генотипов.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие формы изменчивости вам известны?
- 2 Приведите классификацию мутаций по уровню изменений наследственного материала.
- 3 Что такое полиплоидия и каково её значение?
- 4 Перечислите свойства мутаций.
- 5 На каких уровнях возникают новые комбинации генов?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Благодаря чему формируется резерв наследственной изменчивости? Каково его значение?
- 2 С помощью каких воздействий можно повысить частоту мутаций?
- 3 Приведите примеры комбинативной изменчивости, вытекающие из закономерностей наследования признаков, выявленных Г. Менделем.

10.2. Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость)

На проявление гена значительное влияние оказывают другие гены, т. е. выражение гена в виде признака зависит от генотипической среды. На развитие признака влияют и регуляторные системы организма, в первую очередь эндокринная. Такие признаки у петухов, как яркое оперение, большой гребень, характер пения и тембр голоса, обусловлены действием мужского полового гормона. Введение же петухам женских половых гормонов включает гены, обуславливающие синтез в печени белков, входящих в состав желтка яйцеклетки. В норме эти гены «работают» только у кур. Следовательно, внутренняя среда организма также оказывает сильное влияние на проявление генов в форме признака.

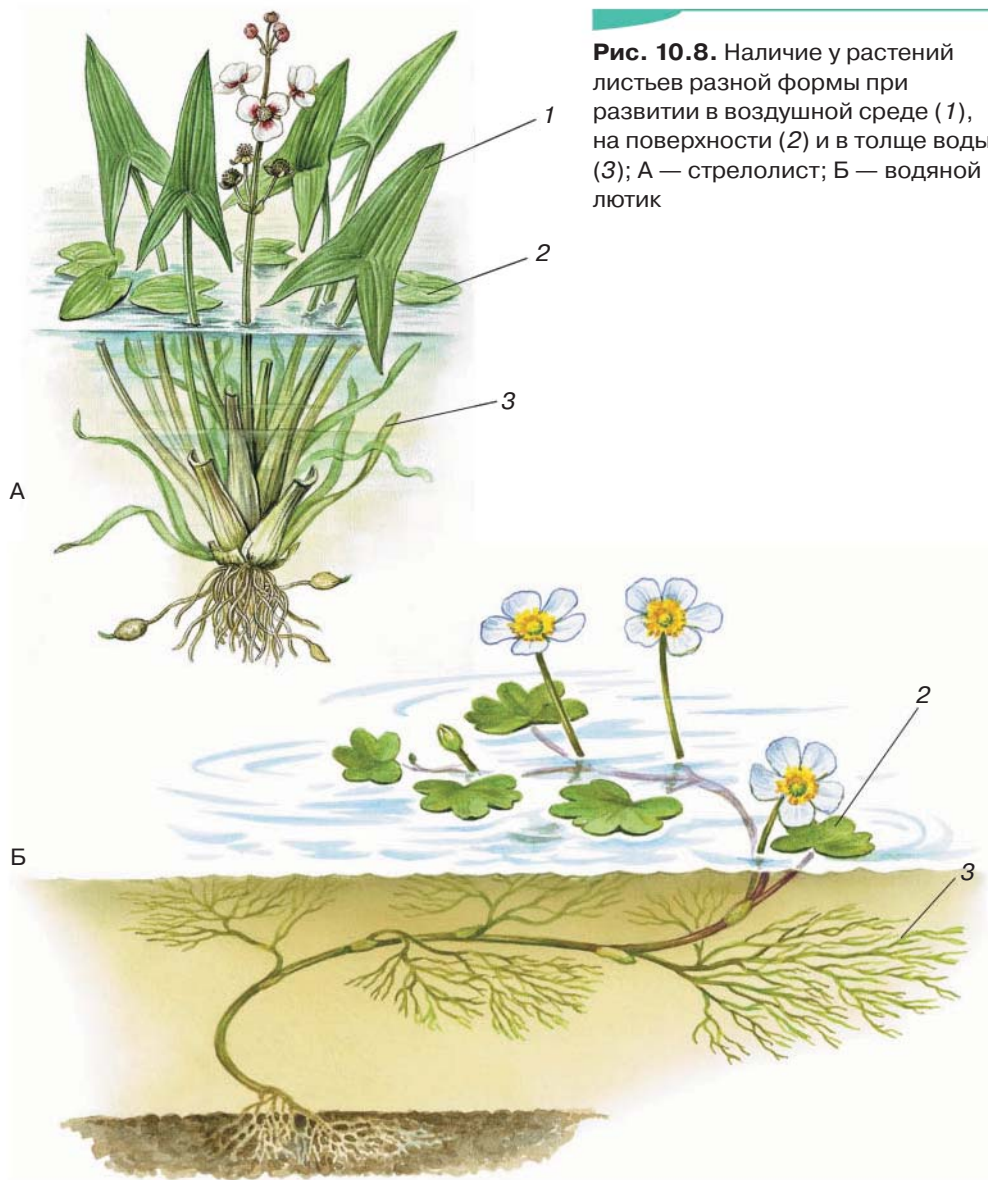
Каждый организм развивается и обитает в определённых внешних условиях, испытывая на себе действие факторов внешней среды — колебаний температуры, освещённости, влажности, количества и качества пищи, а также вступает во взаимоотношения с другими организмами. Все эти факторы могут изменять морфологические и физиологические свойства организмов, т. е. их фенотип. В этом параграфе будет рассмотрена изменчивость признаков, вызванная действием внешних по отношению к организму условий среды.

Если у гималайского кролика на спине выщипать белую шерсть и поместить его в холод (или наложить холодную повязку), на этом месте вырастет чёрная шерсть (рис. 10.7). Если чёрную шерсть удалить и наложить тёплую повязку, вырастет белая шерсть. При выращивании гималайского кролика при температуре 30 °С вся шерсть у него будет белая. У потомства двух таких белых кроликов, выращенного в нормальных условиях, будет обычное распределение пигмента.

Таким образом, изменения признаков, вызванные действием факторов внешней среды, не наследуются.



Рис. 10.7. Фенотипическое изменение окраски шерсти гималайского кролика под влиянием разных температур (объяснения в тексте)



Отметим ещё одну особенность изменчивости, вызванную факторами внешней среды. Листья одного и того же растения стрелолиста (рис. 10.8, А) или водяного лютика (рис. 10.8, Б) имеют разную форму в зависимости от того, находятся ли они в воде или в воздушной среде. У всех стрелолистов в воде будут длинные тонкие листья, а у всех лютиков — изрезанные. Точно так же под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносy, возникает загар — накопление в коже гранул пигмента меланина, хотя и в неодинаковой степени. Таким образом, на действие определённого фак-

тора внешней среды каждый вид организмов реагирует специфически, и реакция (в форме изменения признака) оказывается сходной у всех особей данного вида. Это обстоятельство позволило Ч. Дарвину назвать ненаследственную изменчивость групповой или определённой. Вместе с тем изменчивость признака под влиянием условий внешней среды не беспредельна. Для каждого организма существуют определённые пределы изменения признака: нельзя беспредельно увеличивать мышечную массу в результате тренировок, загорать до состояния пигментации представителя негроидной расы и т. д.

Если рассмотреть проявление какого-либо признака в группе организмов, то можно заметить, что степень его выраженности различна у разных организмов. Однако большая часть особей будет обладать средними значениями изучаемого признака или свойства, и чем дальше отклонения от средней нормы, тем меньшее число особей будет обладать такими отличиями. Степень варьирования признака, или, другими словами, пределы модификационной изменчивости, называют *нормой реакции*. Широта индивидуальной нормы реакции обусловлена генотипом (рис. 10.9. А), а групповой — генофондом вида (рис. 10.9. Б) и зависит от важности признака в жизнедеятельности организма. Узкая норма реакции свойственна таким признакам, как размеры сердца или головного мозга у животных или форма и размеры цветка у насекомоопыляемых растений. В то же время количество жира в организме млекопитающих и размер листьев растений изменяются в широких пределах.

Свойства модификаций.

1. Ненаследуемость.
2. Групповой характер изменений.
3. Соотнесение изменений с действием определённого фактора среды.
4. Обусловленность пределов изменчивости генотипом. (Хотя направленность изменений одинакова, степень изменений у разных организмов различна.)

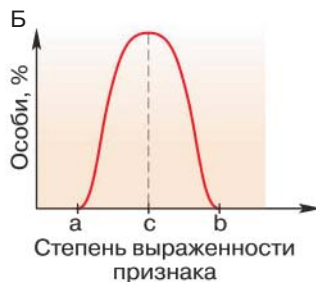
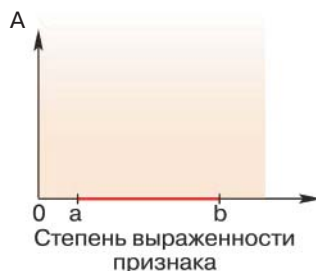


Рис. 10.9. Кривая нормы реакции: А. Отдельного организма. Б. Популяции (a—b — пределы модификационной изменчивости; c — средняя норма)

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Модификационная изменчивость представляет собой способность организмов приобретать признаки под непосредственным воздействием факторов окружающей среды.

- Модификации не затрагивают структуру наследственного материала.
- Возможность изменений того или иного признака под действием фактора среды определяется генотипом организма.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Приведите примеры влияния среды на проявление признака.
- 2 Приведите примеры, доказывающие ненаследуемость изменений признака, вызванных действием условий внешней среды.
- 3 Почему ненаследственную изменчивость называют групповой или определённой?
- 4 Что такое норма реакции?
- 5 Перечислите и охарактеризуйте свойства модификаций.
- 6 Сравните свойства мутаций и модификаций.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Как отражается влияние факторов окружающей среды на проявлении качественных и количественных признаков?
- 2 В чём может заключаться биологическое значение преобразования фенотипа под действием факторов среды без изменений генотипа?
- 3 Как широта нормы реакции может влиять на приспособление к конкретным условиям обитания?

Обзор пройденного материала главы 10

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Изменчивостью называют способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость отражает взаимосвязь организма с внешней средой.

Различают наследственную, или генотипическую, и ненаследственную, или модификационную, изменчивость.

Наследственная изменчивость подразделяется на мутационную и комбинативную. Мутационная изменчивость заключается в нарушениях структуры генов, хромосом или в изменении числа хромосом в кариотипе.

Благодаря постоянному мутационному процессу возникают различные варианты генов, составляющие резерв наследственной изменчивости.

Мутации случайны и ненаправленны.

По месту возникновения мутации бывают генеративными и соматическими, по характеру проявления — доминантными и рецессивными, а по значению — полезными и вредными.

Комбинативной наследственной изменчивостью называют сочетания отдельных генов и хромосом, новая комбинация которых при размножении приводит к изменению определённых признаков и свойств организма.

Комбинативная изменчивость обуславливает появление новых наследственных признаков, играющих существенную роль в эволюционном процессе.

Изменения признаков и свойств организмов, происходящие под непосредственным влиянием факторов среды и не затрагивающие генотип, называются модификациями. Такие изменения признаков не наследуются.

Степень варьирования признака — пределы модификационной изменчивости — называют нормой реакции.

Модификационная изменчивость характеризуется ненаследуемостью, групповым характером изменений, соотносением изменений действию определённого фактора среды, обусловленностью пределов изменчивости генотипом.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Рабочая область генетики — всё живое на Земле, ведь главный предмет науки генетики — наследственность и изменчивость. Изучение сложных химических формул, причуд эволюции, строения ДНК, законов

наследования генов находит практическое применение. Генетики-врачи помогают родителям спрогнозировать рождение здоровых детей. Генетики-биологи выводят морозоустойчивые культуры растений, создают уникальные лекарства, способные излечить безнадежного больного. Работа, которую ведут учёные-генетики в научно-исследовательских институтах и лабораториях, связана с изучением процессов наследственности, мутации генов.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. В чём заключаются различия в наследовании соматических и генеративных мутаций? Каково их значение для отдельного организма и целого вида?
2. Какие механизмы могут лежать в основе появления мутаций у живых организмов?
3. В чём заключаются принципы классификации наследственной изменчивости?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как индуцированные мутации, вызываемые в лабораторных условиях, можно использовать для получения нужных человеку признаков у микроорганизмов?
2. Какие факторы окружающей среды могут активизировать мутационный процесс у живых организмов, обитающих в природных условиях?
3. Каким образом могут быть закреплены вновь возникшие в результате комбинативной изменчивости ценные признаки и свойства?

ЗАДАНИЯ

1. Приведите примеры генных, хромосомных и геномных мутаций у животных и растений.
2. Приведите примеры признаков, характеризующихся широкой и узкой нормой реакции. Объясните, как они влияют на приспособление организмов к среде обитания.

Основы селекции

Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм других видов и родов.

Н. И. Вавилов



Практическое воплощение законов наследственности и изменчивости нашло отражение в селекции животных, растений и микроорганизмов как способа выведения полезных для человека пород и сортов организмов. В этой главе вы познакомитесь с методами селекционной практики и некоторыми результатами работы учёных, узнаете о приёмах, используемых в биотехнологии.

Селекция (от лат. *selectio* — отбор) представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих сортов культурных растений и пород домашних животных. Вместе с тем под селекцией понимают и сам процесс изменения живых организмов, осуществляемый человеком для своих потребностей.

В процессе становления человека как вида ему пришлось не только защищаться от диких зверей, устраивать убежища, но и обеспечивать себя пищей. Поиск съедобных растений и охота — не очень надёжные источники пищи, и голод был постоянным спутником первобытных людей.

Естественный отбор на интеллект и развитие общественных отношений в первобытном людском стаде создали возможность организации искусственной среды обитания для человека, уменьшающей его зависимость от природных условий. Одним из крупнейших достижений человека на заре его развития стало создание постоянного источника продуктов питания путём одомашнивания диких животных и возделывания растений.



11.1. Создание пород животных и сортов растений

Возникновение новых пород домашних животных и сортов культурных растений стало возможно вследствие существования у диких видов комбинативной наследственной изменчивости как результата полового размножения и отбора, применяемого человеком. Животные и растения, выведенные человеком, имеют общие черты, резко отличающие их от диких видов. У культурных форм сильно развиты отдельные признаки, бесполезные или вредные для существования в естественных условиях, но полезные для человека. Например, способность некоторых пород кур давать 300 и более яиц в год лишена биологического смысла, поскольку такое количество яиц курица не может насиживать. Можно привести множество подобных примеров, относящихся не только к хозяйственно полезным признакам, но и к декоративным — у голубей, бойцовых петухов, некоторых пород собак.

11.1.1. Разнообразие и продуктивность культурных растений

Все современные домашние животные и возделываемые человеком растительные культуры произошли от диких предков. Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют *одомашниванием*. Оно началось, по-видимому, со случайного выращивания молодняка диких животных. Некоторые оказались способными существовать в контакте с человеком и начали размножаться в созданных для них условиях. Этот процесс широко известен уже 5—15 тыс. лет. Именно в это время человек вовлёк в культуру большинство животных и растений, используемых и поныне.

Размеры и продуктивность культурных растений выше, чем у родственных диких видов, но вместе с тем они лишены таких средств защиты от поедания, как горький вкус или ядовитость, шипы, колючки. Для более полного удовлетворения пищевых и технических потребностей человека создаются всё новые сорта растений и породы животных с заранее заданными свойствами. Разработка теории и методов создания и совершенствования пород животных и сортов растений представляет предмет селекции. Селекционеры исследуют специфические закономерности эволюции домашних животных и возделываемых растений, происходящей под направляющим влиянием человека.

11.1.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений

Успех селекционной работы зависит главным образом от генетического разнообразия исходной группы растений или животных. Между тем гено-

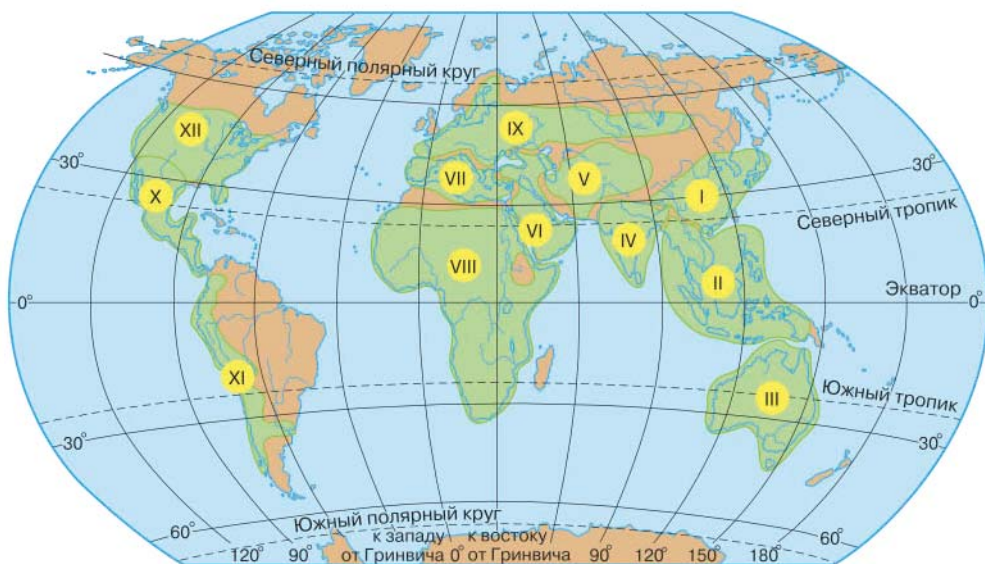


Рис. 11.1. Первичные центры происхождения культурных видов растений:
I — Китайско-Японский; II — Индонезийско-Индокитайский; III — Австралийский;
IV — Индостанский; V — Среднеазиатский; VI — Переднеазиатский; VII — Средиземноморский; VIII — Африканский; IX — Европейско-Сибирский; X — Центральноамериканский; XI — Южно-Американский; XII — Северо-Американский

фонд существующих пород животных или сортов растений, естественно, менее разнообразен по сравнению с генофондом исходного дикого вида. Поэтому при выведении новых сортов растений и пород животных очень важны поиски и выявление полезных признаков у диких предков.

С целью изучения многообразия и географического распространения культурных растений отечественный учёный, академик Н. И. Вавилов организовал многочисленные экспедиции как в пределах территории нашей страны, так и во многие зарубежные страны. В результате этих экспедиций был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Н. И. Вавилов выделил 7 центров происхождения культурных растений.

Начатая Н. И. Вавиловым работа была продолжена другими ботаниками. После ряда уточнений в настоящее время насчитывается 12 первичных центров происхождения культурных растений (рис. 11.1).

Центры происхождения культурных растений, как показывают археологические исследования, тесно связаны с районами одомашнивания животных. Такие регионы получили название *центров доместикиции* (от лат. *domesticus* — домашний). Многочисленные зоологические исследования подтвердили, что для каждого вида домашних животных, несмотря на обилие пород, существует, как правило, один дикий предок.

Таблица 11.1

Центры происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову)

Название центра	Географическое положение	Родина культурных растений
Южноазиатский тропический	Тропическая Индия, Индокитай, Южный Китай, о-ва Юго-Восточной Азии	Рис, сахарный тростник, цитрусовые, огурец, баклажан, чёрный перец и др. (50% культурных растений)
Восточноазиатский	Центральный и Восточный Китай, Япония, Корея, Тайвань	Соя, просо, гречиха, плодовые и овощные культуры — слива, вишня, редька и др. (20% культурных растений)
Юго-Западно-азиатский	Малая Азия, Средняя Азия, Афганистан, Юго-Западная Индия	Пшеница, рожь, бобовые культуры, лён, конопля, репа, морковь, чеснок, виноград, абрикос, груша и др. (14% культурных растений)
Средиземно-морский	Страны по берегам Средиземного моря	Капуста, сахарная свёкла, маслины, клевер, чечевица, кормовые травы (11% культурных растений)
Абиссинский	Абиссинское нагорье Африки	Твёрдая пшеница, ячмень, кофейное дерево, сорго, бананы
Центрально-американский	Южная Мексика	Кукуруза, длинноволокнистый хлопчатник, какао, тыква, табак
Южно-Американский	Южная Америка вдоль западного побережья	Картофель, ананас, хинное дерево

11.1.3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости

На основе изучения богатейшего коллекционного материала Н. И. Вавиловым были сделаны важные обобщения, послужившие крупным вкладом в теорию селекции.

Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило учёному сформулировать *закон гомологических рядов* в наследственной изменчивости: «Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. Целые семейства растений в общем характеризуются определённым циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство».

На примере семейства злаковых Н. И. Вавилов показал, что сходные мутации обнаруживаются у целого ряда видов этого семейства. Так, чёрная окраска семян встречается у ржи, пшеницы, ячменя, кукурузы и ряда других, за исключением овса, проса и пырея, удлинённая форма зерна — у всех изученных видов. У животных также наблюдаются сходные мутации: альбинизм и отсутствие шерсти у млекопитающих, альбинизм и отсутствие перьев у птиц, короткопалость у крупного рогатого скота, овец, собак, птиц. Некоторые наследственные заболевания и уродства, встречающиеся у человека, отмечены и у некоторых животных. Животных с такими болезнями используют в качестве модели для изучения дефектов у человека. Например, катаракта глаза бывает у мышей, крыс, собак, лошадей; гемофилия — у мыши и кошки; диабет у крысы; врождённая глухота — у морской свинки, мыши, собаки и т. д. То, что сходные, наследственно обусловленные нарушения жизнедеятельности встречаются у представителей разных видов одного и того же класса — класса млекопитающих, убедительно подтверждает закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Появление сходных мутаций объясняется общностью происхождения генотипов. В процессе возникновения новых видов от одного предка различия между ними устанавливаются только по части генов, обуславливающих успешное существование в конкретных условиях. Многие гены у видов, имеющих общее происхождение, остаются неизменными и при мутации дают сходные признаки.

Таким образом, обнаружение спонтанных или индуцированных мутаций у одного вида даёт основание для поисков сходных мутаций у родственных ему видов.

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости успешно используется в селекционной практике. Работа по созданию семенных коллекций сортов культурных растений и их дикорастущих предков, начало которой положил Н. И. Вавилов, продолжается и сейчас. В настоящее время коллекция в нашей стране включает более 320 тыс. образцов, относящихся к 1041 виду растений. Сюда входят дикие виды, сородичи культурных растений, старые местные сорта, всё лучшее и новое, что создано за последнее время усилиями селекционеров всех стран мира. Из мирового генофонда учёные выделяют генетические источники хозяйственно ценных признаков — урожайности, скороспелости, устойчивости к болезням и вредителям, засухоустойчивости, устойчивости к полеганию и др. Современные генетические методы дают возможность добиваться в селекции растений очень крупных успехов. Так, использование ценных генов дикого эфиопского ячменя позволило создать выдающийся по продуктивности сорт ярового ячменя Одесский 100.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Богатейший коллекционный материал собран Н. И. Вавиловым в различных районах мира. Его изучение позволило выявить родину и диких предков многих культурных растений.
- Развитие идей Н. И. Вавилова позволило выделить 12 центров происхождения культурных растений.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Чем отличаются одомашненные и культурные организмы от диких?
- 2 Какое значение для селекции имеет знание центров происхождения культурных растений?
- 3 Изложите сущность закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова.



11.2. Методы селекции растений и животных

Основная задача селекции — создание высокопродуктивных пород животных, сортов растений и штаммов микроорганизмов, наилучшим образом удовлетворяющих пищевые и технические потребности человека.

Породой (сортом) в селекции называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генотипом, наследственно закреплёнными морфологическими и физиологическими признаками, определённым уровнем и характером продуктивности. Каждой породе или сорту свойственна присущая ему норма реакции. Так, куры породы белый леггорн отличаются высокой яйценоскостью. Улучшение условий их содержания и кормления сопровождается повышением яйценоскости, а масса практически не меняется. Фенотип (в том числе продуктивность) наиболее полно проявляется лишь при определённых условиях, поэтому для каждого района с теми или иными климатическими условиями, агротехническими приёмами необходимо иметь свои сорта и породы.

Штамм (от нем. *Stamm*, буквально — «ствол», «основа») — чистая культура вирусов, бактерий, других микроорганизмов, изолированная в определённое время и в определённом месте. Поскольку многие микроорганизмы размножаются простым делением надвое или митотическим делением (эукариоты), без участия полового процесса, по существу, виды у таких микроорганизмов состоят из клональных линий, генетически и морфологически идентичных исходной клетке. Штамм не является таксономической категорией.

Все эти факторы важно учитывать при интенсивном сельскохозяйственном производстве, цель которого — максимальное производство продуктов питания при минимальных затратах средств на единицу продукции. Интенсификация сельского хозяйства стала актуальной задачей нашего времени в связи с острой нехваткой продуктов питания в целых регионах мира. Особенно большое значение имеет дефицит белка, ничем не заменимого, без которого невозможно нормальное развитие. Решается эта проблема разными способами, включающими совершенствование агротехники, подбор пород животных и сортов культурных растений, наиболее продуктивных в данных условиях, производство кормового белка для животных из нетрадиционных источников и т. д. К числу таких способов относится и широкое использование современных методов селекции.

11.2.1. Отбор и гибридизация

Основными методами селекции являются отбор и гибридизация. В растениеводстве по отношению к перекрёстноопыляющимся растениям нередко применяется *массовый отбор*. При таком отборе в посеве сохраняют растения только с желательными качествами. При повторном посеве снова отбирают растения с определёнными признаками. Так были выведены сорта ржи (например, сорт Вятка). Сорт, получаемый этим способом, не является генетически однородным, и отбор время от времени приходится повторять.

Индивидуальный отбор сводится к выделению отдельных особей и получению от них потомства. Индивидуальный отбор приводит к выделению чистой линии — группы генетически однородных (гомозиготных) организмов. Путём отбора были выведены многие ценные сорта культурных растений (рис. 11.2, 11.3).

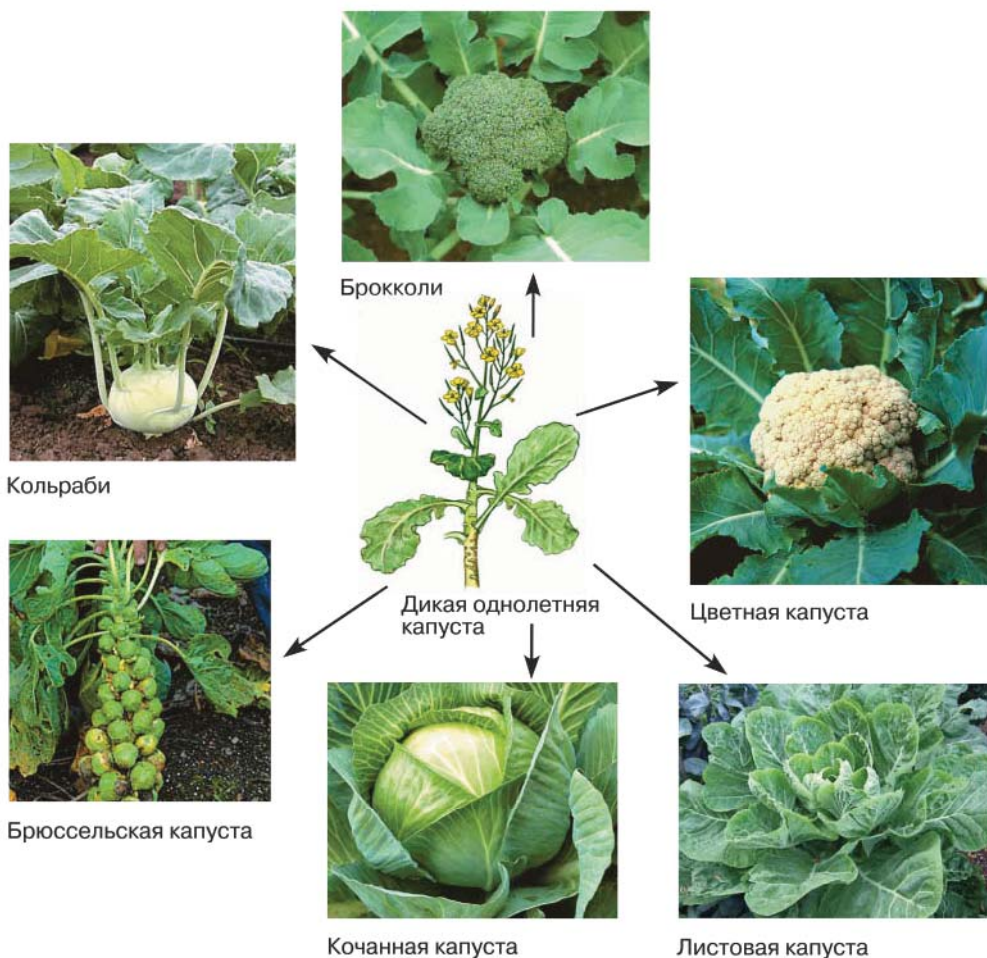


Рис. 11.2. Культурные разновидности капусты и их дикий предок



Рис. 11.3. Сорты культурных растений (сверху слева по часовой стрелке): красная смородина, яблоня, свёкла, лилия, морковь

Для внесения в генофонд создаваемого сорта растений или породы животных ценных генов и получения оптимальных комбинаций признаков применяют *гибридизацию* с последующим отбором. Так, некий сорт пшеницы может иметь прочный стебель и быть устойчивым к полеганию, но в то же время легко поражается ржавчиной. Другой же сорт, с тонкой и слабой со-



А



Б

Рис. 11.4. Селекция животных: А — европейский кабан — представитель одного из видов, давшего начало породам домашних свиней; Б — чистопородная одомашненная свиноматка

ломиной, устойчив к ржавчине. При скрещивании этих двух сортов пшеницы в потомстве обнаруживаются различные комбинации, в том числе у части растений сочетаются признаки устойчивости к полеганию и к ржавчине. Такие гибриды отбирают и используют для посева. В животноводстве трудно получить массовый материал для отбора из-за малого числа потомков, поэтому широко используется индивидуальный отбор с тщательным учётом хозяйственно-полезных признаков и гибридизации. У сельскохозяйственных животных проводят близкородственное скрещивание с целью перевода большинства генов породы в гомозиготное состояние или неродственное скрещивание между породами или видами. Неродственное скрещивание имеет целью комбинацию нескольких полезных признаков. Такое скрещивание при последующем строгом отборе приводит к улучшению свойств породы (рис. 11.4).

При скрещивании разных пород животных или сортов растений, а также при межвидовых скрещиваниях в первом поколении гибридов повышается жизнеспособность и наблюдается мощное развитие (рис. 11.5). Это явление, как вы



Рис. 11.5. Проявление гетерозиса у гибрида (в центре), полученного в результате скрещивания растений двух разных линий кукурузы (справа и слева)



Рис. 11.6. Растения гречихи:
А — диплоидное ($2n = 16$);
Б — тетраплоидное ($4n = 32$)

помните, получило название гибридной силы или гетерозиса. Оно объясняется переходом многих генов в гетерозиготное состояние и взаимодействием благоприятных доминантных генов. При последующих скрещиваниях гибридов между собой гетерозис затухает вследствие выщепления гомозигот.

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 20-х гг. XX в. советскому генетику Г. Д. Карпеченко при скрещивании редьки и капусты. Это вновь созданное человеком растение не было похоже ни на редьку, ни на капусту. Стручки занимали как бы промежуточное положение и состояли из двух половинок, из которых одна напоминала стручок капусты, другая — редьки.

Академику Н. В. Цицину удалось создать гибрид пшеницы с пыреем. На основе этого гибрида был выведен новый сорт пшеницы зернокармликовой, который даёт за три укоса в сезон до 300—450 ц/га зелёной массы. Методами отдалённой гибридизации получена новая зерновая и кормовая культура — гибрид пшеницы с рожью. Этот гибрид, названный тритикале, удачно сочетает ценные признаки пшеницы и ржи, давая высокие урожаи зерна и зелёной массы с высокими питательными качествами. Также Н. В. Цицин получил этим способом и ряд кормовых культур.

Межвидовая гибридизация животных используется значительно реже. Однако издревле человек разводит мулов — гибридов лошади и осла.

11.2.2. Искусственный мутагенез

Естественные мутации, сопровождающиеся появлением полезных для человека признаков, возникают очень редко. На их поиски приходится затрачивать много сил и времени. Частота мутаций резко повышается при воздействии мутагенов. К ним относятся некоторые химические вещества, а также ультрафиолетовое и рентгеновское излучение. Эти воздействия нарушают строение молекул ДНК и служат причиной резкого возрастания частоты мутаций. Наряду с вредными мутациями нередко обнаруживаются и полезные, которые используются учёными в селекционной работе.

В качестве примеров можно привести полученные путём искусственного мутагенеза высокопродуктивные сорта ярового и озимого ячменя — важнейшей зернофуражной культуры в нашей стране и сорт яровой пшеницы Новосибирская 67, высеиваемой на большой площади. Таким путём удалось вывести также штаммы бактерий и грибов, активно синтезирующих необходимые человеку продукты — витамины, антибиотики.

Путём воздействия мутагенами в растениеводстве получают и полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами, высокой урожайностью и более активным синтезом органических веществ. Широко распространены полиплоидные сорта клевера, сахарной свёклы, турнепса, ржи, гречихи, масличных растений (рис. 11.6).

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Селекция, по выражению Н. И. Вавилова, «представляет собой эволюцию, направленную волей человека».
- Первые попытки одомашнивания животных относятся к глубокой древности.
- Цель и задачи селекции — получение живых организмов с необходимыми человеку качествами.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Что называют породой; сортом?
- 2 Какие основные методы селекции вы знаете?
- 3 С какой целью в селекционной работе производят скрещивание?
- 4 Что такое гетерозис?
- 5 С какой целью в селекции применяются мутагены?
- 6 Перечислите известные вам мутагенные факторы.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Что такое массовый отбор; индивидуальный отбор? Расскажите, как они проводятся.
- 2 Какие межвидовые гибриды вы знаете? Что вы можете рассказать об их признаках и свойствах?
- 3 Каковы особенности полиплоидных сортов культурных растений?



11.3. Селекция микроорганизмов

Микроорганизмы интенсивно используются в самых разнообразных технологических процессах. Продукты жизнедеятельности прокариот и одноклеточных эукариот с каждым годом всё более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства, где используется ферментативная деятельность этих организмов (в основном грибов и бактерий), — в хлебопечении, пивоварении, виноделии, приготовлении многих молочных продуктов. В связи с этим развивается промышленная микробиология и ведётся интенсивная селекция новых штаммов микроорганизмов с повышенной продуктивностью веществ, необходимых человеку. Такие штаммы имеют большое значение для производства кормового белка, ферментных и витаминных препаратов, используемых в пищевой промышленности, медицине, животноводстве. Например, микроорганизмы применяют для получения витаминов В₂, В₁₂. Дрожжевые грибы, растущие на гидролизатах древесины или за счёт потребления парафинов, служат источником кормового белка. В дрожжах содержится до 60% белков. Применение этих высокобелковых концентратов позволяет дополнительно получать до 1 млн т мяса в год. Важное значение в народном хозяйстве имеет производство с помощью микроорганизмов незаменимых аминокислот. Недостаток в пище этих соединений резко тормозит рост животных (см. рис. 7.17). В традиционных кормах незаменимых аминокислот мало, и для нормального питания скота приходится увеличивать рационы. Добавление же 1 т полученной путём микробиологического синтеза аминокислоты — лизина — позволяет сэкономить десятки тонн фуража.

Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с их помощью называют *биотехнологией*. Биотехнология развивается чрезвычайно быстро. За последние 20 лет возник ряд совершенно новых производств, основанных на использовании различных бактерий и грибов. Кроме уже упомянутых, приведём ещё два примера, отражающих широкие перспективы биотехнологии в близком будущем.

Во-первых, использование микроорганизмов в металлургии. Обычная технология извлечения металлов из руд не позволяет широко использовать бедные или сложные по составу руды. В результате их переработки образуются огромные скопления отходов, в атмосферу выбрасываются ядовитые газы. Биотехнология металлов основана на способности бактерий окислять минералы и переводить металлы в растворимые соединения. При окислении бактери-

ями сульфидных минералов большинство цветных металлов и редких элементов переходит в раствор. Таким путём во всём мире только медь получают в количестве сотен тысяч тонн в год, причём стоимость её в 2—3 раза ниже, чем стоимость меди, добываемой традиционным путём. С помощью бактерий извлекают из руды уран, удаляют такую вредную примесь, как мышьяк.

Во-вторых, использование способности микроорганизмов непрерывно синтезировать белки при благоприятных условиях. Учёные разработали способы внедрения в бактериальную клетку определённых генов, в том числе генов человека. Такие способы получили название *генной инженерии*. Бактериальная клетка синтезирует белок, кодируемый чужим для неё геном, в больших количествах. Так, при помощи кишечной палочки получают сейчас интерфероны — белки, подавляющие размножение вирусов, и инсулин, регулирующий уровень глюкозы в крови, гормон роста, а также другие биологически активные вещества и лекарственные препараты.

Перенос генов даёт, кроме того, возможность преодолевать межвидовые барьеры и передавать отдельные признаки одних организмов другим.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Микроорганизмы широко используются в народном хозяйстве.
- Цель генетической инженерии — получение клеток, в первую очередь бактериальных, способных в промышленных масштабах вырабатывать некоторые белки человека для нужд медицинской практики.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какое значение для народного хозяйства имеет селекция микроорганизмов?
- 2 Приведите примеры промышленного получения и использования продуктов жизнедеятельности микроорганизмов.
- 3 Что такое биотехнология?
- 4 Что такое генная инженерия?

11.4. Достижения и основные направления современной селекции

В нашей стране достигнуты большие, а по некоторым культурам выдающиеся достижения в области селекции. В настоящее время в сельскохозяйственных комплексах выращивается около 5 тыс. сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. В большинстве случаев это высокоурожайные и ценные сорта, хорошо приспособленные к возделыванию в местных почвенно-климатических условиях различных зон нашей страны.

11.4.1. Успехи традиционной селекции

Путём сложной гибридизации географически отдалённых форм и индивидуального отбора академик П. П. Лукьяненко вывел высокопродуктивные сорта кубанской пшеницы: Безостая 1, Аврора, Кавказ. Академиком В. Н. Ремесло создан замечательный сорт озимой пшеницы Мироновская 808, а затем ещё более морозоустойчивые сорта Юбилейная 50, Харьковская 63 и др. Широкой известностью в нашей стране и за рубежом пользуются сорта яровой пшеницы, выведенные А. П. Шехурдиным и В. Н. Мамонтовой, — Саратовская 29, Саратовская 36, Саратовская 210 и др., которые возделываются в Сибири, Казахстане, Поволжье и составляют более 50% ярового клина в нашей стране. Исключительную ценность среди этих сортов представляет Саратовская 29. Зерно этого сорта имеет отличные технологические качества и служит стандартом хлебопекарных качеств пшеницы. Большую ценность представляет сорт мягкой пшеницы Грекум 114, полученный Н. В. Цициным, и многие другие. Академик В. С. Пустовойт также методом скрещивания и индивидуального отбора создал на Кубани сорт подсолнечника, содержащий до 50—52% масла в семенах.

В практике улучшения плодово-ягодных культур особое место занимает селекционная работа И. В. Мичурина. Учёный брал родительские растения из отдалённых географических областей, скрещивая их между собой. Подобными методами были выведены такие ценные сорта, как груша Бере зимняя Мичурина (от скрещивания южного сорта груши Бере Рояль и дикой уссурийской груши) и яблони Бельфлёр-китайка (от американской яблони Бельфлёр жёлтый и китайской яблони, растущей в Сибири).

Важным этапом в работе Мичурина было целенаправленное воспитание гибридных сеянцев. Оно заключалось в том, что в определённый период их развития создавались условия для доминирования признаков одного и подавления признаков другого родителя. Эффективное управление доминированием, которым пользовался И. В. Мичурин, состоит в различных способах обработки почвы (например, внесения удобрений в определённый период развития растения), прививки в крону другого растения и т. д. Применялся и метод ментора — воспитание на подвое, т. е. на растении, в крону которого привит черенок. И. В. Мичурин применял также отдалённую гибридизацию. Им получен своеобразный гибрид вишни и черёмухи — церападус, а также гибриды тёрна и сливы, яблони и груши, персика и абрикоса. Все мичуринские сорта воспроизводятся путём вегетативного размножения.

В селекции животных также достигнуты значительные успехи. Создавая украинскую степную породу свиней, академик М. Ф. Иванов в качестве исходных форм для скрещивания выбрал высокопродуктивного хряка и неприхотливую к условиям содержания плодовитую украинскую свинью (матку). Затем он провёл возвратное скрещивание полученных гибридов с тем же хряком. Путём дальнейшего скрещивания между собой потомков и последующего многократного индивидуального отбора была получена порода степной белой украинской свиньи. Эта порода сочетала плодовитость с высокой мясной продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным воздействиям окружающей среды.

Кроме того, в животноводстве выведены ценные высокопродуктивные породы крупного рогатого скота (например, Костромская, Казахская белоголовая), овец (например, Асканийская, Казахский архаромеринос) и многие другие породы, отличающиеся повышенной жизнестойкостью в разнообразных условиях разведения нашей огромной страны. Благодаря селекции получены каракульские овцы, дающие шкурки различной окраски. В птицеводстве созданы линии, используемые для получения гибридов мясного (бройлеры) и яичного направлений.

Создание большого числа сортов сельскохозяйственных культур и многочисленных пород домашних животных тем не менее не решает всех проблем, стоящих перед сельским хозяйством. В условиях постоянного прироста населения, непосредственно не занятого в сфере производства сельскохозяйственных продуктов, остаётся актуальной задача повышения продуктивности существующих и создания новых сортов культурных растений и пород домашних животных.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Значительные успехи достигнуты в области районирования культурных растений в различных климатических условиях.
- Размножение гибридных — мичуринских — сортов осуществляется вегетативным путём.
- В условиях непрерывного роста населения актуальным является выведение новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Приведите примеры достижений отечественных селекционеров в области растениеводства.
- 2 Расскажите о методах селекционной работы И. В. Мичурина.
- 3 Приведите примеры достижений селекционеров нашей страны в области животноводства.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

- 1 Каковы принципы современной селекции в области растениеводства и животноводства?
- 2 В чём заключается значение районирования сельскохозяйственных культур в условиях нашей страны?
- 3 Каким образом осуществляют прививки растений? Используйте дополнительную литературу.

11.4.2. Клонирование

Как известно, у растений из отдельных групп соматических клеток тканей взрослого организма можно получить целое растение (рис. 11.7). Возможность образования у позвоночных животных большого числа клонов связана с поиском небольшого количества недифференцированных или дифференцированных обратимо клеток, способных дать начало новому организму.

Клоном называют совокупность клеток или организмов, произошедших от общего предка путём митотического деления, которые имеют одинаковый набор хромосом и абсолютно идентичный генотип. Клонами являются все организмы, возникшие в результате бесполого размножения, например гидры, отпочковавшиеся от одной материнской особи.

Клоны человека — это однояйцовые близнецы с идентичными генотипами, рождение которых — не очень большая редкость. Они формируются из одной оплодотворённой яйцеклетки — зиготы. Идентичных близнецов у человека может быть более двух, но такие случаи нечасты.

Получение идентичных особей у животных при половом размножении представляет большой интерес. Опыты по получению искусственных близнецов — клонов — у животных начались давно. Так, в конце XIX в. немецкий учёный Г. Дриш получил близнецов от морского ежа, разделив двухклеточный зародыш, и вырастил из каждой клетки две идентичные копии.

Во время эмбриогенеза клетки животных сохраняют тотипотентность недолго, а с её утратой исчезает и возможность получения идентичных организмов. Было установлено, что у лягушки тотипотентность исчезает после третьего деления зиготы, когда зародыш становится восьмиклеточным.

Почти через сто лет датчанин Стин Вилладсен в 1979 г. разработал метод получения близнецов млекопитающих путём разделения эмбрионов ранних стадий развития. Исследователь работал по получению клонов-близнецов овец и коров, получая однояйцовых близнецов из половинок и четвертинок эмбрионов овец и коров на стадии бластоцисты.

В 1988 г. в павильоне «Животноводство» на Выставке достижений народного хозяйства СССР демонстрировалась схема получения четырёхпородного химерного быка-производителя Ералаша 8720. На основе четырёх пород был создан гибрид, обладающий ценными качествами, устойчивый к различным заболеваниям.

В результате микрохирургических манипуляций с эмбрионами можно получить особей, развивающихся из клеток двух или большего числа животных. Такие гибриды были названы *химерными*, так как они сочетают в себе признаки нескольких организмов, пород и даже видов. Имеются сведения о рождении химерных телят, ягнят, межвидовых гибридов — овцекоз.

В 1952 г. учёные Р. Бриггс и Т. Кинг (США) удачно завершили опыты по пересадке ядер соматических клеток в яйцеклетки.

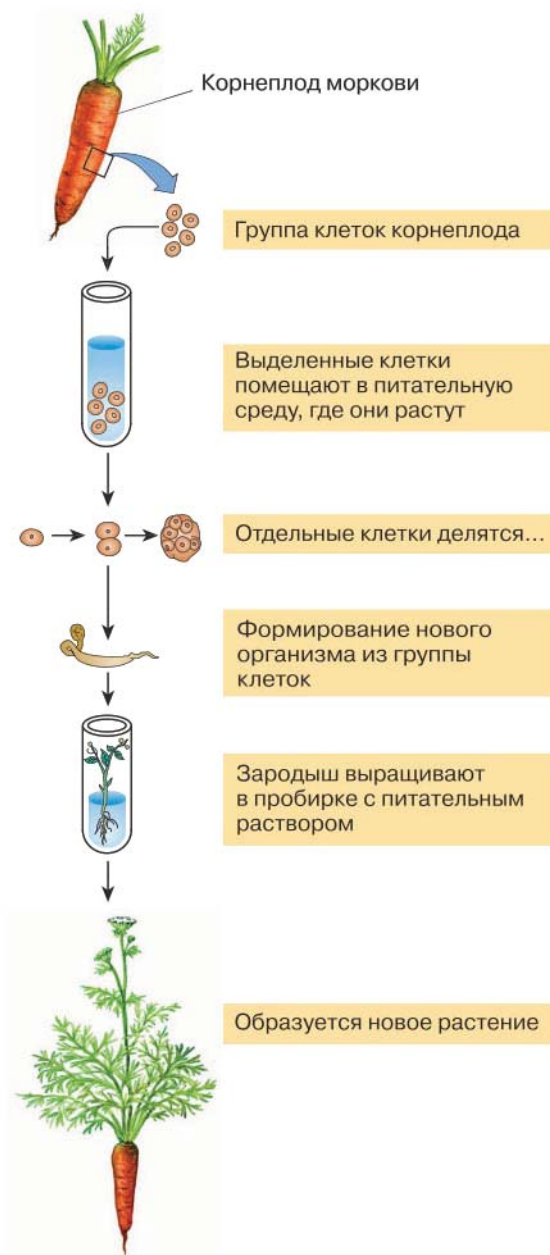


Рис. 11.7. Этапы клонирования растений. Новое растение (внизу) развивается в результате митотического деления и последующей дифференцировки соматических клеток корня. Вследствие этого оно генетически идентично исходному растению (вверху)

Учёные имплантировали ядра клеток зародышей на ранних стадиях развития в яйцеклетки, освобождённые от собственных ядер. Для подобных операций у позвоночных животных и в настоящее время используются лишь бластомеры на различных стадиях дробления и стволовые клетки, так как соматические клетки сформированного организма животного необратимо дифференцированы и не способны обеспечить полное развитие организма.

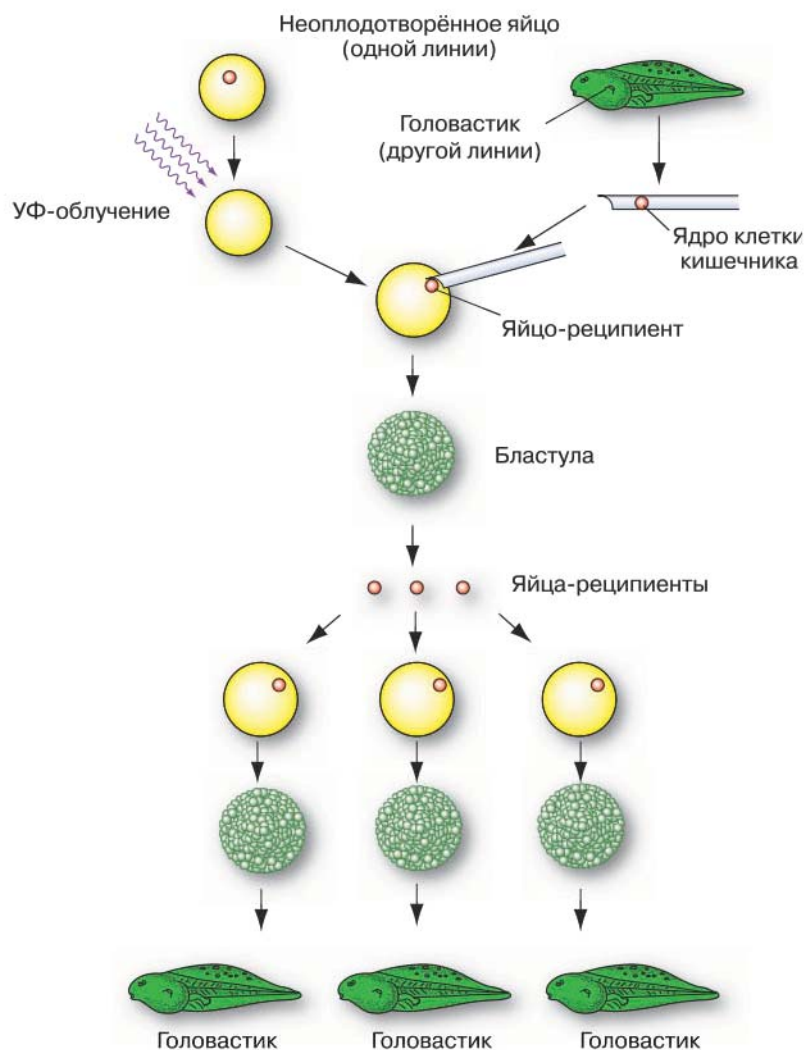


Рис. 11.8. Схема опытов Д. Гёрдона по пересадке ядер соматических клеток в лишённую ядра яйцеклетку

Англичанин Джон Гёрдон для разрушения ядер в яйцеклетках шпорцевых лягушек использовал облучение большими дозами ультрафиолетовых лучей. Потом в каждую яйцеклетку шпорцевой лягушки, имеющей белую окраску, вводил ядро из соматической клетки кишечного эпителия головастика с тёмной окраской покровов тела, который в данном случае выступал донором ядер. Из реконструированных зигот, образовавшихся на основе яйцеклетки и генетического материала головастика, в некоторых случаях развились взрослые особи (рис. 11.8). Интересно, что все они имели тёмную окраску кожи, что свидетельствовало о проявлении признака, закодированного в им-

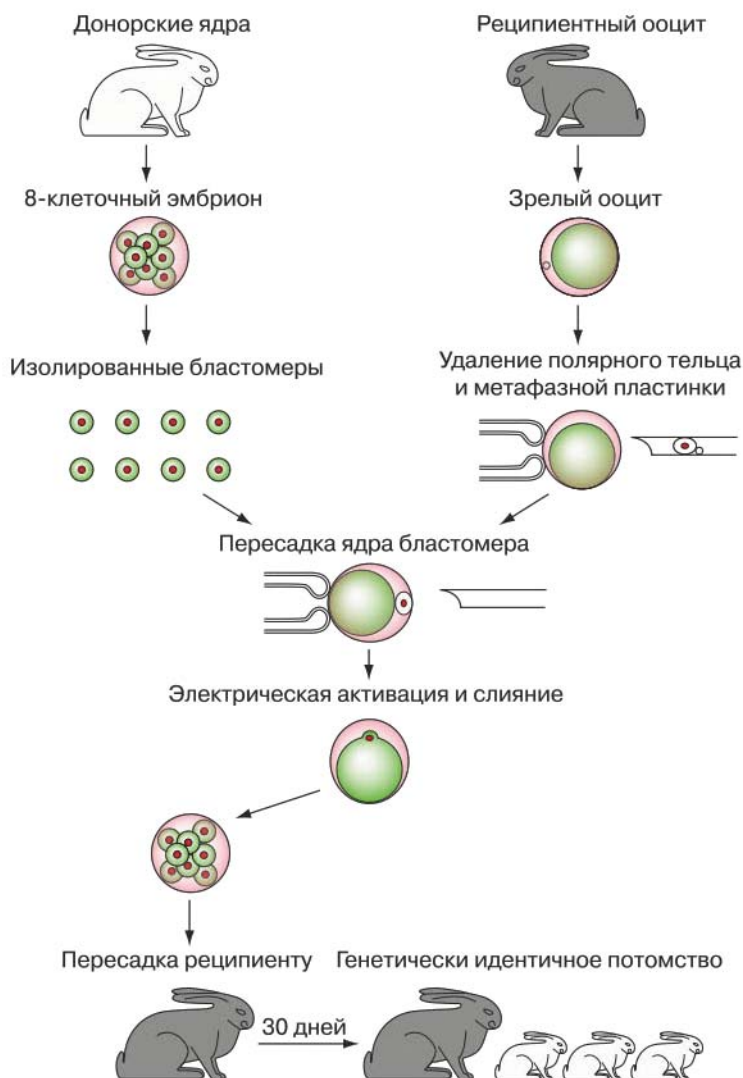


Рис. 11.9. Схема клонирования кроликов

плантированном ядре головастика. Этот пример доказал, что наследственный материал соматических клеток способен сохраняться полным в функциональном отношении, а дифференцировка клеток является результатом активизации и блокировки определённых генов. При использовании этого метода созданы клоны не только некоторых амфибий, но и рыб, имеющих хозяйственное значение. В 1981 г. удалось клонировать мышей, а позже кроликов (рис. 11.9) и других животных.

Стволовые клетки, как уже отмечалось (см. гл. 5), обладают тотипотентностью, участвуют в обновлении и восстановлении организма животного.

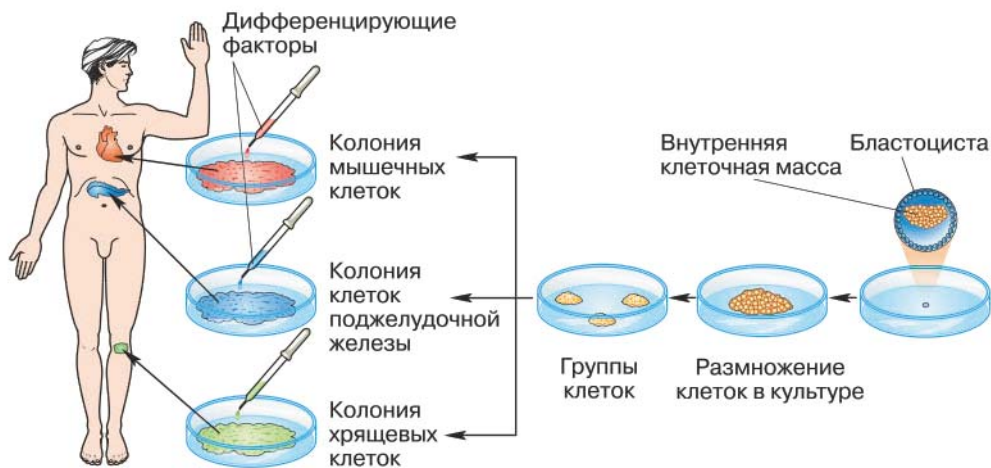


Рис. 11.10. Терапевтическое клонирование. Использование дифференцирующих факторов для получения из эмбриональных стволовых клеток компонентов разных тканей

Они находятся в красном костном мозге, селезёнке, эпидермисе, эпителии кишечника и других тканях и органах. Стволовые клетки способны к делению в «аварийных» ситуациях, при естественной возрастной или физиологической гибели специализированных клеток. Они индивидуальны для каждого типа тканей, но в их пределах могут развиваться в разных направлениях. Например, делящиеся клетки кроветворной ткани млекопитающих (костный мозг) дифференцируются в различные клетки крови — эритроциты, лейкоциты (лимфоциты, гранулоциты и т. п.), тромбоциты и др. Причём при делении стволовых клеток происходит их самоподдержание: одна из дочерних клеток остаётся стволовой, а другая дифференцируется в специализированную клетку. При выделении стволовых клеток и переносе их в другой орган они продуцируют клетки этого органа. В этом случае специализацию стволовых клеток определяют окружающие их клетки. На искусственной питательной среде из стволовых клеток в будущем станут выращивать ткани и органы человека, что решит проблему донорских органов. Первые попытки терапевтического клонирования предпринимаются уже в настоящее время (рис. 11.10).

Уникален опыт по получению овцы Долли методом реконструкции клеток. Это животное стало научной сенсацией конца прошедшего тысячелетия. Овечка появилась на свет в результате многочисленных манипуляций с клетками, подбором питательных сред для их культивирования и суррогатных животных для развития эмбрионов. Термины «суррогатная мать», «суррогатная самка» появились не так давно и связаны с вынашиванием в матке генетически чужого плода. Родилась овца Долли в феврале 1997 г.

Для получения клонированного животного на искусственных питательных средах были подготовлены культуры трёх типов клеток разных пород

овец: клетки молочной железы беременной овцы породы финский дорсет, фибробласты соединительной ткани плода породы чёрная уэльская, эмбриональные клетки породы безрогая дорсет. Эти клетки выращивались с целью получения донорного генома. В дальнейшем ядра клеток-доноров имплантировались в яйцеклетки с энуклеированными (удалёнными) ядрами.

Рекомбинированные диплоидные зиготы стимулировали к дроблению импульсами электрического тока. В дальнейшем их культивировали в перевязанных яйцеводах овец, а также на искусственных питательных средах. Большинство реконструированных клеток делились и успешно достигли стадии бластоцисты. По истечении шести дней подготовленные так эмбрионы имплантировались в матки суррогатных самок овец. В матку каждой овцы-реципиента было пересажено от одного до трёх эмбрионов.

Все эмбрионы с ядрами фибробластных клеток овец породы чёрная уэльская и эмбриональных клеток овец породы безрогая дорсет погибали. Для получения одной рекомбинированной овечки Долли учёными было проведено слияние 277 яйцеклеток с удалёнными ядрами из клеток молочной железы, а из образовавшихся 29 эмбрионов только один развился до жизнеспособного плода. Все остальные трансплантированные эмбрионы погибли на поздних стадиях беременности (в основном из-за аномалий в развитии печени).

Долли родилась через 148 дней после трансплантации эмбриона в матку реципиентной матери. Нормально сформированная овечка весила 6,6 кг. Долли не имела отца, зато в её появлении на свет принимали участие сразу три матери. Назовём их условно: первая, вторая, третья. Первая — донор генетического материала (ядро получено из клетки молочной железы), вторая овца — клеточный реципиент для пересаженного ядра, донор яйцеклетки, третья — реципиент для вынашивания эмбриона (рис. 11.11).

Дедифференциация соматических ядер в реконструированных клетках. Каково же теоретическое обоснование этого явления? Клонирование Долли удалось осуществить благодаря выдерживанию дифференцированных ядер соматических клеток на стадии покоя, специфичности самих ядер клеток молочных желёз беременных овец, а также, как предполагают эмбриологи и биотехнологи, особенностям эмбриогенеза овец. Зигота (реконструированная яйцеклетка) овцы в течение нескольких суток три раза делится. Учёные предполагают, что ДНК ядра клетки молочной железы, введённая в клетку (реципиент), за это время освобождается от специфических для неё регуляторных белков, а гены эмбрионального развития связываются с инициаторными факторами цитоплазмы яйцеклетки. Таким образом, геном клетки переориентировался на обеспечение полного цикла развития организма. Имплантированные в яйцеклетки соматические ядра из клеток, утративших тотипотентность, приобретали это свойство заново только на некоторое время. Надо полагать, дедифференцировка генома донорского соматического ядра была неполной. Долли отличалась злобным характером и очень быстро умерла.

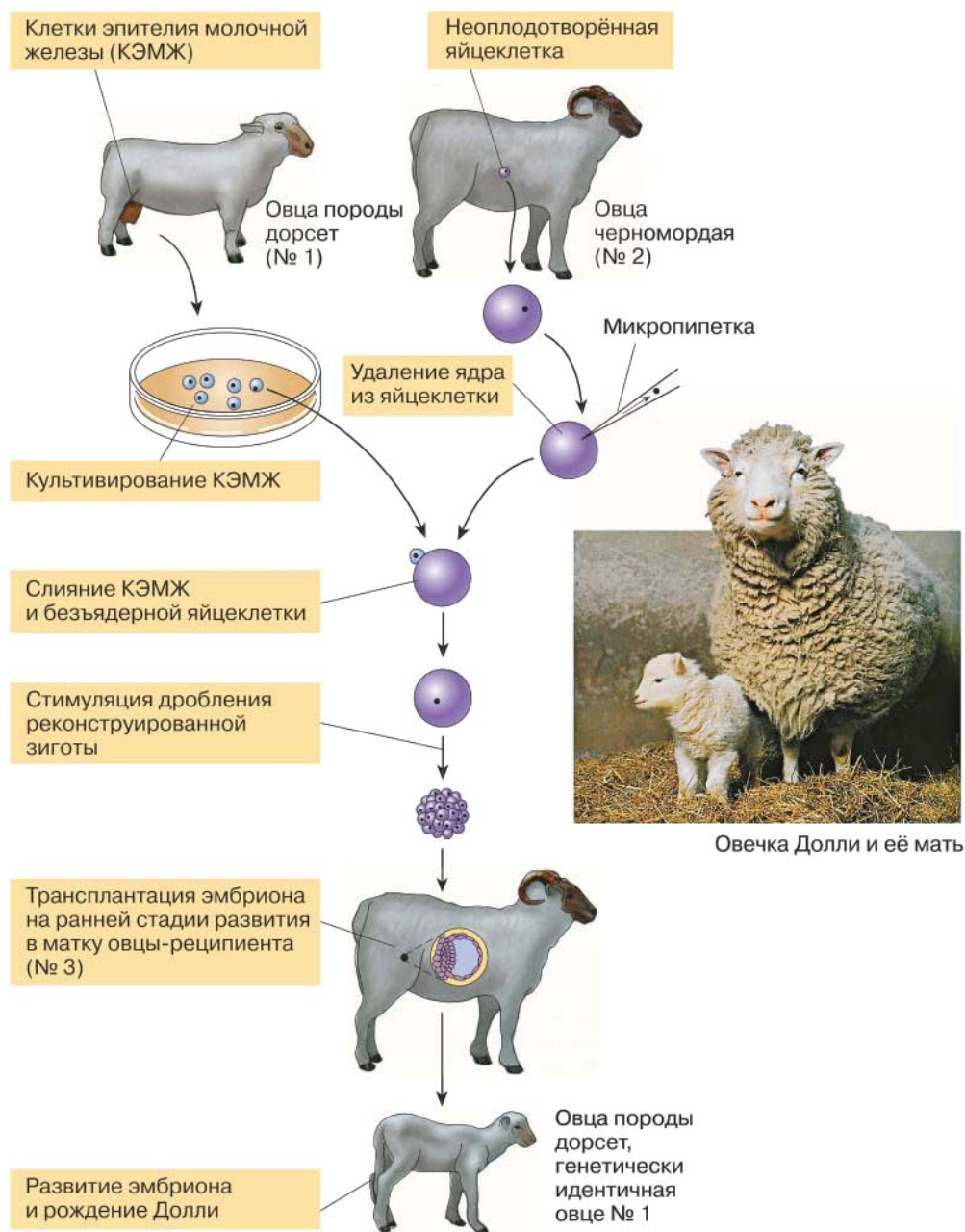


Рис. 11.11. Опыт по клонированию овечки Долли

Однако не исключена возможность, что донорское ядро было имплантировано не из дифференцированной клетки молочной железы, а из эпителиальной — стволовой клетки той же молочной железы. Такой поворот

событий, если он в действительности имел место, несколько облегчает теоретическую обоснованность и механизмы получения клонированного животного.

11.4.3. Клеточные технологии

Итак, создание клонированных животных с помощью переноса соматических ядер в яйцеклетки в любом случае стало реальным событием. Можно ли эти процессы поставить на поток и превратить в обыденное дело получения не только овец, но и других домашних животных и межвидовых гибридов? Можно ли создать непрерывную культуру яйцеклеток с соматическими тотипотентными ядрами, которые будут использоваться для трансплантации, а в дальнейшем для получения эмбрионов и молодняка? На все эти вопросы однозначных ответов ещё нет, но возможности их появления в дальнейшем несомненны.

Развитие любого организма происходит очень сложно и отличается во многом от развития даже родственного ему, не говоря уже о полученных гибридах методом реконструкции совершенно разных организмов. Проблема осложнена недостаточной изученностью тонких механизмов регуляции процессов транскрипции в клетках на различных стадиях эмбрионального развития, влияния на ДНК иницирующих факторов цитоплазмы клетки, соответствия протекания процессов в ядре и цитоплазме. В этой области клеточной инженерии на данном этапе её развития вопросов больше, чем ответов. К сожалению, овечка Долли через несколько лет умерла. В ходе наблюдений за Долли было установлено, что она быстро старела и её физическое состояние перед смертью было таким же, как у старой особи.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Значительные успехи достигнуты в области районирования культурных растений в различных климатических условиях.
- Размножение гибридных — мичуринских — сортов осуществляется вегетативным путём.
- В условиях непрерывного роста населения актуальным является выведение новых высокопродуктивных пород животных и сортов растений.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 Какие клетки использовались для получения реконструированной зиготы?
- 2 Объясните, почему в качестве реципиента ядер были взяты женские, а не мужские половые клетки.

- 3 Какие животные являются предками овцы Долли?
- 4 Почему ядро клетки молочной железы овцы приобрело тотипотентность?
- 5 Какие обстоятельства затрудняют получение клонированных животных методом реконструкции клеток?
- 6 Какие клетки позвоночных животных обладают тотипотентностью?
- 7 Какой характерной особенностью обладают стволовые клетки?
- 8 Можно ли говорить о безграничной тотипотентности стволовых клеток? Почему?
- 9 Приведите известные вам примеры трансплантации тканей и органов у человека.
- 10 В чём заключается сущность метода реконструкции клеток животных?

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

Каковы принципы современной селекции в области растениеводства и животноводства?

11.4.4. Генетическая инженерия

Генетическая (генная) инженерия — новый раздел молекулярной биологии, появление которого стало возможным благодаря предшествующим работам многих учёных в различных областях биологической химии и молекулярной генетики. Уже в 70-е гг. прошлого столетия объединение различных методических приёмов позволило наметить современные направления генетической инженерии. Сущность их заключается в том, что в молекулу ДНК, способную к самовоспроизведению в клетке, например в плазмиду, встраивают фрагменты молекул ДНК любого организма или искусственно созданные фрагменты ДНК (рис. 11.12). Другими переносчиками желаемого участка молекулы ДНК могут выступать некоторые вирусные нуклеиновые кислоты. После этого такие гибридные молекулы вводят в прокариотические или эукариотические клетки.

Процесс, в результате которого введённая извне молекула ДНК проникает в клетку и вызывает в ней наследуемые изменения, получил название трансформации. Таким путём в бактериальные клетки внедряют гены эукариотических организмов, в частности человека, которые в благоприятных условиях культивирования дают большое количество биологически активных веществ, используемых в медицине, например инсулина.

Введение чужих генов в клетки животных или растений приводит к появлению генетически модифицированных организмов, или трансгенных жи-

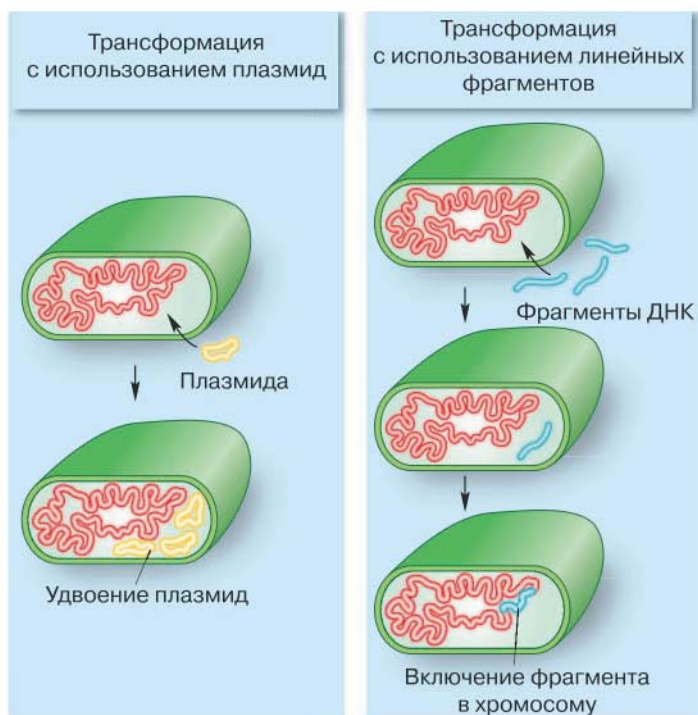


Рис. 11.12. Разные способы включения чужеродных генов в кольцевую молекулу ДНК бактерии

вотных и растений. Так, например, внедрение гена гормона роста увеличивает массу тела животного (рис. 11.13), а гена белка лактоферина повышает его количество в молоке коров. Потребители такого молока получают с ним мощный иммуномодулятор, поддерживающий деятельность иммунной системы.

Главное преимущество генетически модифицированного растения — это его невероятная неприхотливость. На втором месте — повышение питательности продуктов и улучшение их свойств. Однако ни для кого не секрет, что основным мотивом являются экономические соображения. Так, по некоторым данным, ряд трансгенов отличается устойчивостью к гербицидам. Около 7—10% устойчивы к заболеваниям и не поедаются насекомыми-вредителями. Например, существует картофель, который абсолютно неинтересен колорадскому жуку. Получены также трансгенные растения кукурузы, сахарной свёклы, сои и некоторых других.

Остаётся не до конца решённым вопрос об отношении к генетически модифицированным организмам и использованию их в пищу. Всемирная организация здравоохранения в одном из заявлений сформулировала свою позицию: ДНК трансгенных растений так же безвредна, как и ДНК обычных



Рис. 11.13. Трансгенное животное — телёнок, в хромосомы которого внедрён ген лактоферина — мощного иммуномодулятора

растений и животных. Считается, что дезоксирибонуклеиновая кислота расщепляется на составляющие её четыре типа нуклеотидов в желудочно-кишечном тракте, независимо от того, какой это организм — обычный или трансгенный.

ОПОРНЫЕ ТОЧКИ

- Генетическая инженерия — совокупность молекулярно-генетических методов, направленных на создание организмов с направленно изменённой наследственностью.
- Для внедрения в геном прокариот, растений или животных желаемого гена учёные используют носители — векторы. Ими могут быть плазмиды бактерий и ДНК некоторых вирусов.
- Генетически модифицированные, или трансгенные, организмы обладают новыми, не характерными для обычных особей признаками и свойствами, которые необходимы человеку.

ВОПРОСЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ ПОВТОРЕНИЯ

- 1 На основе каких биологических дисциплин в 70-е гг. прошлого века возникла генетическая инженерия?
- 2 Каковы основные задачи создания трансгенных организмов?
- 3 Какие результаты ожидают учёные от генетически модифицированных прокариот, растений и животных?

Обзор пройденного материала главы 11

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Селекция представляет собой науку о создании новых и улучшении существующих пород домашних животных и сортов культурных растений.

Возникновение новых пород домашних животных и сортов культурных растений стало возможным вследствие существования у диких видов комбинативной наследственной изменчивости.

Процесс превращения диких животных и растений в культурные формы называют одомашниванием.

В результате экспедиций отечественного учёного, академика Н. И. Вавилова был собран огромный семенной материал, который был использован для селекционной работы. Он выделил 7 центров происхождения культурных растений. В настоящее время различают 12 центров происхождения растений, соответствующих в общих чертах центрам доместикации.

Изучение наследственной изменчивости у культурных растений и их предков позволило Н. И. Вавилону сформулировать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Породой и сортом (чистой линией) называют популяцию организмов, искусственно созданную человеком, которая характеризуется специфическим генофондом.

Основными методами селекции являются отбор и гибридизация. Различают массовый и индивидуальный отбор.

Одно из выдающихся достижений современной селекции — разработка способов преодоления бесплодия межвидовых гибридов. Впервые это удалось осуществить в начале 20-х гг. XX в. советскому генетику Г. Д. Карпеченко.

Путём воздействия мутагенами в растениеводстве получают полиплоидные растения, отличающиеся более крупными размерами и высокой урожайностью.

Продукты жизнедеятельности прокариот и одноклеточных эукариот с каждым годом всё более широко применяют в разных отраслях народного хозяйства.

Технологию получения необходимых человеку продуктов из живых клеток или с помощью микроорганизмов называют биотехнологией.

Генетическая (генная) инженерия представляет собой совокупность методов, позволяющих переносить наследственную информацию из одного организма в другой. Организмы, полученные в результате этого процесса, называют генетически модифицированными или трансгенными.

ВАША БУДУЩАЯ ПРОФЕССИЯ

Деятельность биотехнолога охватывает и медицину, и фармацевтику, и генную инженерию. Естественно, уровень компетенции такого специалиста довольно широк. Такой человек обладает знаниями в биотехнологии производства различных пищевых продуктов, биологически активных добавок, ферментов и антибиотиков. Это осведомлённость в таких науках, как общая биология, ботаника, зоология, микробиология, химия. Специалисты-биотехнологи необходимы в фармацевтической, парфюмерно-косметической, пищевой, ветеринарной и перерабатывающей отраслях промышленности.

ПРОБЛЕМНЫЕ ОБЛАСТИ

1. Вспомните, каким образом можно преодолеть стерильность межвидовых гибридов. Как вы думаете, можно ли использовать эти методы для создания новых пород животных?
2. Какие проблемы вносит в генетическую инженерию несоответствие в строении генов про- и эукариотических организмов?

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ

1. Как можно использовать достижения биотехнологии в народном хозяйстве?
2. Можно ли в настоящее время вырастить на приусадебном участке сорта плодовых деревьев, выведенные И. В. Мичуриным?
3. Какой вид искусственного отбора применяют хозяева беспородных домашних животных при появлении у них потомства?

ЗАДАНИЯ

1. Объясните, как можно использовать закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова в селекционной практике.
2. Найдите на географической карте различные центры происхождения культурных растений и опишите климатические условия каждого из них.
3. Расскажите, какие предковые формы растений и животных послужили основой для выведения современных домашних пород и сортов.

Заключение

Вы закончили изучение первой части учебника общей биологии. Очень широк круг вопросов, с которыми надо было познакомиться в процессе учёбы. Это не случайно: сложность и многообразие жизни, развивавшейся и усложнявшейся миллиарды лет, столь велики, что одни её явления мы только начинаем познавать, а другие ещё ждут изучения. Очевидно, что в этой небольшой книге могли быть только затронуты, приоткрыты важные вопросы организации, функционирования и развития живых систем.

Раскрытие молекулярных основ наследственности сделало возможным возникновение клеточной и генетической инженерии, биотехнологических процессов, всё шире и шире использующихся в сельском хозяйстве, медицинской промышленности и для лечения различных заболеваний человека и животных.

В 11 классе мы продолжим изучать закономерности организации живых систем на более высоких уровнях организации. Вы познакомитесь с историческим развитием живой природы, возникновением и становлением сообществ организмов.

Приложение

Исследуем

1. Информационно-исследовательский проект «Роль прокариот — кишечных симбионтов в обеспечении гомеостаза» (на основе анализа основной и дополнительной литературы).
2. Исследование калорийности и состава пищи для школьников разных классов (на примере школьной столовой).
3. Исследование роли наследственных факторов среды в обеспечении жизнедеятельности организма (на примере светолюбивых и теневыносливых растений).
4. Исследование хода эмбрионального и постэмбрионального развития (наблюдение за развитием аквариумных рыб и амфибий).
5. Сравнительный анализ строения клеток растительных и животных организмов (на основе анализа гистологических препаратов).
6. Исследование роли факторов среды в развитии признаков (на примере растений, полученных в школьном кабинете биологии путём вегетативного размножения).

Проектируем

1. Создание презентации и доклада по теме «Сравнение клеток прокариот: архей, бактерий и цианобактерий».
2. Создание презентации и доклада на тему «Роль различных видов РНК в процессе возникновения жизни».
3. Межпредметный проект (биология, химия, география) «Условия среды на древней Земле».
4. Создание презентации и доклада на тему «Эмбриональное и постэмбриональное развитие рыб и амфибий».
5. Составление родословной своей семьи (краткосрочный проект).
6. Создание презентации и сообщения на тему «Наследование признаков в моей семье».
7. Создание презентации и доклада на тему «Роль факторов среды в развитии признаков у растений, полученных путём вегетативного размножения» (долгосрочный проект на основе анализа основной и дополнительной литературы и собственных исследований).

Решаем проблему

1. Как соотносится теория абиогенного возникновения органических молекул и, следовательно, жизни на Земле с теорией панспермии?
2. Как вы думаете, в чём разница между представлениями о самозарождении жизни средневековых учёных и теорией абиогенного возникновения жизни?
3. Современные представления о возникновении клеток только в результате деления вступают в противоречие с представлениями о возможности самозарождения клеток в результате молекулярной эволюции. Можно ли совместить столь противоречивые представления?
4. Каким образом в современном мире возможно существование прокариотических и по всем параметрам более совершенных эукариотических клеток?
5. Как известно, у потомков могут проявляться или не проявляться признаки, имеющиеся у их родителей. Каким образом можно объяснить проявление у потомков признаков, отсутствующих у родителей?
6. Неизбежно ли проявление наследственных заболеваний у человека, если известно, что у родителей есть мутантные гены?
7. Все ли доминантные соматические мутации обязательно проявятся в виде признака у их носителей? Обоснуйте своё мнение.
8. Нашим предкам 5—10 тыс. лет назад удалось вывести большое количество пород домашних животных и сортов культурных растений. Как им это удалось без знаний основ генетики и селекции?

Оцениваем

1. Представление античных и средневековых учёных о сущности и возникновении жизни на Земле.
2. Значение теории академика А. И. Опарина в развитии представлений о возникновении жизни на Земле.
3. Значение гипотезы «РНК-мира» в возникновении первых живых организмов и роль работ академика А. С. Спирина в развитии этой гипотезы.
4. Роль нуклеиновых кислот в обеспечении процессов обмена веществ в организме.
5. Значение симбиоза в возникновении эукариотической клетки.
6. Роль образования специализированных отделов (компарментов) эукариотической клетки в повышении её энергетического потенциала.
7. Биологический смысл генетической идентичности клеток многоклеточного организма.
8. Значение генетической регуляции митотического цикла и запрограммированной клеточной гибели в обеспечении структурного постоянства организма.
9. Биологический смысл мейоза в обеспечении полового размножения и наследования признаков.
10. Значение механизмов регуляции эмбрионального развития: детерминации и эмбриональной индукции.

11. Области применения законов наследования признаков, выявленных Г. Менделем и Т. Морганом.
12. Влияние неблагоприятных воздействий факторов среды на развитие организма и проявление признаков.
13. Значение методического и бессознательного отбора в жизни человеческого общества.
14. Достижения клеточных технологий и генетической инженерии для человеческого общества.

Темы для дискуссии

1. Роль симбиоза в процессе возникновения жизни на Земле. Есть ли горизонтальный перенос генов? Есть ли необходимость?
2. Значение клеточных технологий в развитии репродуктивного и терапевтического клонирования. Необходимо ли репродуктивное клонирование?
3. Генетические и негенетические (эпигенетические) механизмы наследственных болезней человека. Что важнее в развитии заболеваний — наследственность или среда?
4. Роль факторов среды первого порядка (внутриорганизменные факторы) в определении фенотипа организма. Влияет ли гормональный фон организма, наличие соматических, паразитарных и инфекционных заболеваний на проявление наследственно обусловленных признаков у человека?
5. Значение факторов окружающей организм среды на развитие признаков и свойств (механизм негативного влияния алкоголя, курения и наркотиков). Играет ли роль доза вредного воздействия в развитии фенотипа? Сократить или отказаться?
6. Критические периоды в развитии организмов. Нужно ли помнить о вредных воздействиях на развивающийся организм в течение всего периода развития, или будущей матери достаточно вести себя аккуратно во время закладки основных органов и систем плода?
7. Генетическая инженерия как способ получения организмов с новыми свойствами (генетически модифицированные организмы). Вредны или полезны для здоровья человека генетически модифицированные продукты питания?

Памятки для ученика

Памятка № 1. Этапы поиска путей решения проблемы

1. Выявление проблемы (противоречия между старым и новым знанием, конфликта точек зрения, ситуации неопределённости).
2. Выдвижение гипотезы решения проблемы.
3. Проверка гипотезы: выбор методов, отбор источников информации, получение и интерпретация результатов.

4. Подтверждение или опровержение гипотезы. При опровержении — выдвижение новой гипотезы.

Памятка № 2. Этапы работы над проектом.

Цель проектной деятельности — создание нового материального или нематериального продукта

1. Выбор тематики.
2. Определение задач, которые необходимо решить для создания продукта.
3. Планирование деятельности по решению задач.
4. Работа над проектом.
5. Оформление результатов работы.
6. Презентация проекта.

Памятка № 3. Этапы проведения исследования.

Цель исследовательской деятельности — создание нового знания

1. Выбор темы.
2. Определение задач, которые необходимо решить.
3. Выдвижение гипотезы, позволяющей решить поставленные задачи.
4. Проверка гипотезы: выбор методов, отбор источников информации, получение и интерпретация результатов.
5. Оформление результатов работы.
6. Защита работы.

Памятка № 4. Некоторые критерии оценки проекта и исследования

1. Значимость и актуальность темы.
2. Активность участников проекта, исследования.
3. Глубина проникновения в проблему.
4. Качество представления и оформления результатов.
5. Качество презентации.

Оглавление

Предисловие.	3
-------------------	---

Введение.	4
----------------	---

Раздел

1

Происхождение и начальные этапы развития жизни на Земле	7
--	----------

Глава 1 Многообразие живого мира. Основные свойства живой материи	8
1.1. Уровни организации живой материи.	9
1.2. Критерии живых систем	12

Глава 2 Возникновение жизни на Земле	23
2.1. История представлений о возникновении жизни	23
2.1.1. Представления древних и средневековых философов	24
2.1.2. Работы Л. Пастера	25
2.1.3. Теории вечности жизни.	27
2.1.4. Материалистические теории происхождения жизни	28
2.2. Современные представления о возникновении жизни	30
2.2.1. Эволюция химических элементов в космическом пространстве	30
2.2.2. Образование планетных систем	33
2.2.3. Первичная атмосфера Земли и химические предпосылки возникновения жизни	38
2.2.4. Источники энергии и возраст Земли	39
2.2.5. Условия среды на древней Земле.	41
2.3. Теории происхождения протобиополимеров	44
2.4. Эволюция протобионтов	57
2.4.1. Возникновение энергетических систем.	57
2.4.2. Образование полимеров	58

2.4.3. Эволюция метаболизма	58
2.5. Начальные этапы биологической эволюции	61

Раздел

2

Учение о клетке	69
----------------------------------	-----------

Глава 3 Химическая организация клетки	70
--	-----------

3.1. Неорганические вещества, входящие в состав клетки	71
3.1.1. Вода	71
3.1.2. Минеральные соли	72
3.2. Органические вещества, входящие в состав клетки	73
3.2.1. Биологические полимеры — белки	74
3.2.2. Органические молекулы — углеводы	88
3.2.3. Органические молекулы — жиры и липоиды	91
3.2.4. Биологические полимеры — нуклеиновые кислоты	94
3.2.4.1. ДНК — дезоксирибонуклеиновая кислота	96
3.2.4.2. Гены, не кодирующие белки	104
3.2.4.3. Мобильные генетические элементы	105
3.2.4.4. Понятие о геноме	105
3.2.4.5. РНК — рибонуклеиновые кислоты	108

Глава 4 Реализация наследственной информации. Метаболизм	115
---	------------

4.1. Анаболизм	116
4.1.1. Регуляция активности генов	117
4.1.1.1. Регуляция активности генов прокариот	118
4.1.1.2. Регуляция активности генов эукариот	122
4.1.1.3. Механизм инициации транскрипции генов эукариот	125
4.1.1.4. Механизм обеспечения синтеза белка	131
4.2. Энергетический обмен — катаболизм	138
4.3. Автотрофный тип обмена веществ	141

Глава 5 Строение и функции клеток	147
--	------------

5.1. Прокариотическая клетка	148
5.2. Эукариотическая клетка	155
5.2.1. Цитоплазма	155
5.2.2. Клеточное ядро	172
5.3. Жизненный цикл клетки. Деление клеток	179
5.3.1. Митотический цикл	180

5.3.2. Регуляция жизненного цикла клеток многоклеточного организма	186
5.3.2.1. Регуляция митотического цикла	187
5.3.2.2. Регуляция клеточной гибели	189
5.4. Особенности строения растительной клетки	191
5.5. Клеточная теория строения организмов	194
5.6. Неклеточные формы жизни. Вирусы	195

Раздел

3

Размножение и развитие организмов 207**Глава 6 Размножение организмов** 208

6.1. Бесполое размножение	209
6.2. Половое размножение	212
6.2.1. Развитие половых клеток (гаметогенез)	213
6.2.2. Осеменение и оплодотворение	224

**Глава 7 Индивидуальное развитие организмов
(онтогенез)** 229

7.1. Краткие исторические сведения	229
7.2. Эмбриональный период развития	231
7.2.1. Дробление	231
7.2.2. Гастрюляция	234
7.2.3. Гисто- и органогенез	236
7.2.4. Регуляция эмбрионального развития	237
7.3. Постэмбриональный период развития	242
7.4. Сходство зародышей и эмбриональная дивергенция признаков. Биогенетический закон	247
7.5. Развитие организмов и окружающая среда	251
7.6. Регенерация	254
7.6.1. Физиологическая регенерация	254
7.6.2. Репаративная регенерация	256

Раздел

4

Основы генетики и селекции 263**Глава 8 Основные понятия генетики** 264**Глава 9 Закономерности наследования признаков** 269

9.1. Гибридологический метод изучения наследования признаков Г. Менделя	269
9.2. Законы Менделя	272

9.2.1. Первый закон Менделя — закон единообразия гибридов первого поколения (закон доминирования)	272
9.2.2. Второй закон Менделя — закон расщепления	276
9.2.3. Закон чистоты гамет	277
9.2.4. Дигибридное и полигибридное скрещивание. Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования	279
9.3. Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование генов.	284
9.4. Генетика пола. Наследование признаков, сцепленных с полом.	289
9.5. Генотип как целостная система. Взаимодействие генов	294
9.5.1. Взаимодействие аллельных генов	294
9.5.2. Взаимодействие неаллельных генов	295
Глава 10 Закономерности изменчивости	301
10.1. Наследственная (генотипическая) изменчивость.	301
10.1.1. Мутационная изменчивость	303
10.1.2. Комбинативная изменчивость	307
10.2. Зависимость проявления генов от условий внешней среды (фенотипическая изменчивость)	309
Глава 11 Основы селекции	315
11.1. Создание пород животных и сортов растений	316
11.1.1. Разнообразие и продуктивность культурных растений	316
11.1.2. Центры многообразия и происхождения культурных растений	316
11.1.3. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости	318
11.2. Методы селекции растений и животных	320
11.2.1. Отбор и гибридизация	321
11.2.2. Искусственный мутагенез.	325
11.3. Селекция микроорганизмов	326
11.4. Достижения и основные направления современной селекции	327
11.4.1. Успехи традиционной селекции.	328
11.4.2. Клонирование	330
11.4.3. Клеточные технологии	337
11.4.4. Генетическая инженерия.	338
Заключение.	343
Приложение	344

Учебное издание

Захаров Владимир Борисович
Мамонтов Сергей Григорьевич
Сонин Николай Иванович
Захарова Екатерина Тимофеевна

БИОЛОГИЯ
ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ
10 класс

Углублённый уровень

Учебник

Центр биологии, химии, экологии и естествознания

Ответственный редактор *И. А. Демичева*
Художественный редактор *М. Г. Мицкевич*
Художественное оформление *А. А. Шувалова*
Художники *Л. Я. Александрова, П. А. Жиличкин, А. В. Юдин*
Технический редактор *С. А. Толмачева*
Компьютерная вёрстка *Т. В. Рыбиной*
Корректор *И. А. Никанорова*

Подписано в печать 18.08.2021. Формат 70×100/16.

Гарнитура «Прагматика». Усл. печ. л. 28,5.

Тираж экз. Заказ № .

Акционерное общество «Издательство «Просвещение».

Российская Федерация,

127473, г. Москва, ул. Краснопролетарская, д. 16, стр. 3, этаж 4, помещение I.

Адрес электронной почты «Горячей линии» — **vopros@prosv.ru.**